

CT 21 00 31

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE DANS LE GENRE *GOSSYPIUM* : TRANSFERT DE MATÉRIEL GÉNÉTIQUE DE L'ESPÈCE SAUVAGE DIPLOÏDE *GOSSYPIUM ANOMALUM* A L'ESPÈCE CULTIVÉE TÉTRAPLOÏDE *G. HIRSUTUM*

par

Ch. POISSON

SOMMAIRE

CHAPITRE V

ETUDE DES LIGNEES DE SUBSTITUTION TIREES DE POPULATIONS OU DE LIGNEES D'ADDITION	162
1. Isolement et caractéristiques des lignées de substitution	163
2. Etude du groupe de liaison R ₂ Yy ₂ Lc ₁ de <i>G. hirsutum</i> et de son homologue chez <i>G. anomalum</i>	166
a. Isolement des deux souches à hétérobivalent droit	167
b. Descendance directe des souches P 78-35 et P 78-46. Première génération	168
c. Descendance des croisements de P 78-35 et P 78-46 par SM 1 et T 414.	170
d. Descendances du premier back-cross par T 414	171
1°) Descendance du croisement (P 78-35 et P 78-46) × SM 1 × T 414.	171
2°) Descendance du croisement (P 78-35 ou P 78-46) × T 414 × T 414.	172
e. Descendances des deuxième et troisième back-cross par T 414	173
f. Conclusions	174
3. Etude de la recombinaison entre le chromosome I de <i>G. anomalum</i> et le chromosome A7 de <i>G. hirsutum</i>	174
a. Isolement de la souche de substitution M 54-68	175
b. Preuves génétiques de la substitution du chromosome I de <i>G. anomalum</i> au chromosome A7 de <i>G. hirsutum</i>	176
c. Influence sur la recombinaison d'une succession de back-cross utilisant <i>G. hirsutum</i> comme parent récurrent	178
d. Interprétation et conclusions	181
4. Etude d'un troisième cas de substitution du chromosome I	182
a. Identification de la souche de substitution M 51-22	183
b. Isolement des lignées homozygotes et confrontation aux lignées SM 1 et T 414	183
5. Conclusions	185

CHAPITRE VI

DISCUSSION DES RESULTATS ET CONCLUSIONS	187
BIBLIOGRAPHIE	195
RÉSUMÉ	198

CHAPITRE V

ÉTUDE DES LIGNÉES DE SUBSTITUTION TRIÉES DE POPULATIONS
OU DE LIGNÉES D'ADDITION

Nous venons de voir, au chapitre précédent, qu'on peut extraire des lignées de substitution de la descendance du tétraploïde $(AD)_4B_1$. Il faut cependant reconnaître le caractère hasardeux de ces expériences. Les croisements destinés à rétablir la fertilité entraînent en effet une élimination massive et aléatoire des chromosomes de *G. anomalum*. En outre, la stérilité élevée en particulier de la descendance du premier croisement de retour a pour conséquence une limitation des effectifs. Enfin, la synthèse du tétraploïde fait obligatoirement appel à une espèce complémentaire, ce qui, dans un objectif d'amélioration, n'est du reste pas nécessairement un inconvénient. Mais l'intervention de cette espèce entraîne à son tour des conséquences phénotypiques telles qu'elles peuvent entraver l'identification des lignées de substitution. Il résulte de toutes ces restrictions que l'on pourra éprouver des difficultés à extraire par cette méthode toutes les lignées de substitution théoriquement possibles.

Ainsi que nous l'avons remarqué au cours du chapitre III, l'isolement des lignées d'addition dans la descendance du pentaploïde $(AD)_4(AD)_1B_1$ présente moins de difficultés. Le pentaploïde étant lui-même assez fertile, on peut en obtenir, dès la première génération, une descendance d'effectif important. L'élimination des chromosomes additionnels est relativement lente et l'identification des individus porteurs d'une addition monosomique ou disomique ne présente évidemment aucun avantage, mais on peut la considérer comme un moyen de conserver provisoirement, sous une forme commode, un matériel génétique destiné à être exploité ultérieurement. On peut en effet tenter, à partir de ce matériel, de transférer à l'espèce réceptrice des fragments plus ou moins importants des chromosomes additionnels.

Nous retrouvons ainsi une situation plus classique dont plusieurs auteurs ont cherché à tirer parti. C'est ainsi que, dès 1936, SEARS a transféré au blé cultivé par translocation, une résistance à la rouille originaire d'*Aegilops umbellulata*. Plus radicalement encore, on peut envisager la substitution de chromosomes de l'espèce donneuse à l'espèce réceptrice. UNRAU, PERSON et KUSPERA ont décrit ce procédé en

1956, mais il exige que l'on dispose de la série des monosomiques, ce qui est encore loin d'être le cas en ce qui concerne le cotonnier. Mais, dans la situation qui nous préoccupe, on sait déjà que l'addition s'accompagne d'accidents méiotiques. Il semble donc que le procédé le plus accessible consiste à tirer le meilleur profit possible de ces accidents. C'est de cette façon que MOAY, en 1958, a pu transférer le caractère Ws (non-white seedlings) de *Nicotiana plumbaginifolia* à *Nicotiana tabacum*.

Il s'agit tout d'abord, et ceci suppose que l'on dispose d'un procédé permettant de les reconnaître, de sélectionner les individus à 52 chromosomes qui conservent cependant au moins quelques-uns des caractères propres aux plantes à 53 ou 54 chromosomes. L'autofécondation doit ensuite permettre d'isoler des lignées homozygotes qu'on pourra comparer à une variété de référence et aux lignées d'addition disomiques.

Leur identification, dans la plupart des cas, n'ayant lieu qu'à posteriori, il est difficile de connaître, même de façon imprécise, les phénomènes qui ont conduit à l'apparition de ces souches à 52 chromosomes. Cependant, on peut présumer de l'intervention de deux facteurs que nous avons déjà signalés. Le premier est la recombinaison due à l'homologie résiduelle entre les génomes $(AD)_4$ et B_1 qui se manifeste par la présence de trivalents avec un taux à peu près constant d'une génération à la suivante pour une population d'addition déterminée. Le défaut d'appariement d'une paire de chromosomes de l'espèce réceptrice constitue le second facteur. Mais il n'est pas exclu que des translocations puissent intervenir. Ce n'est donc que par commodité que nous utiliserons le terme « lignées de substitution » pour désigner les lignées à 52 chromosomes.

A condition de disposer de caractères marqueurs convenables, à la fois chez l'espèce réceptrice et chez le chromosome ou le segment de chromosome « substitué », on peut cependant tenter de déterminer la position qu'occupe cet élément étranger dans l'espèce réceptrice. C'est précisément cette possibilité que nous offrent les lignées de substitution du

chromosome I. On peut identifier l'intervention du chromosome I grâce à l'expression de caractères nettement définis, et nous avons eu l'occasion d'en isoler trois lignées de substitution indépendantes les unes des autres. Ainsi que nous l'avons dit dans le chapitre III, il existe des analogies entre le chromosome I de *G. anomalum* et le chromosome A7 de *G. hirsutum*. En utilisant des lignées de *G. hirsutum* convenablement marquées, nous montrerons que ces substitutions sont bien spécifiques, le chromosome I s'étant substitué au chromosome A7 dans les trois cas étudiés.

Une particularité caryologique de l'une de ces lignées nous a permis en outre d'utiliser des techniques cytogénétiques pour connaître de façon plus précise la disposition des gènes marqueurs des chromosomes I et A7.

Dans le cas où la substitution résulte de recombinaison entre chromosomes homéologues, il est possible qu'une même addition soit susceptible de donner lieu à plusieurs types de substitution présentant plus ou moins d'intérêt pratique. D'autre part, on peut concevoir que l'espèce réceptrice puisse ne s'accommoder que difficilement de l'intrusion d'un fragment important de l'espèce donneuse. Or, du point de vue utilitaire, il s'agit de ne conserver que les fragments intéressants et, dans la plupart des cas, il sera probablement nécessaire d'éliminer des fragments indésirables. Dans le cadre de l'espèce,

c'est par la pratique d'une série de back-cross que l'on cherche à atteindre cet objectif. Mais si nous envisageons d'appliquer une telle méthode dans notre cas, il est nécessaire d'en connaître le degré d'efficacité. C'est en étudiant la descendance d'une seconde souche de substitution du chromosome I que nous avons essayé d'apporter les éléments de réponse à cette question.

Bien que l'étude de sa descendance ne nous ait apporté aucun élément vraiment nouveau, nous décrirons les circonstances dans lesquelles nous avons isolé la troisième souche de substitution du chromosome I. Elles sont assez surprenantes et montreront à quel degré de complexité on doit s'attendre de la part d'hybrides interspécifiques.

Nous décrirons, dans la première partie de ce chapitre, les méthodes d'extraction et les caractéristiques des lignées de substitution isolées de l'ensemble des populations d'addition.

Le reste du chapitre sera consacré aux lignées de substitution du chromosome I. Nous étudierons d'abord le groupe de liaison R₅Yg.LC₁ de *G. hirsutum* et son homologue chez *G. anomalum*. Nous nous intéresserons ensuite à l'étude des recombinaisons entre le chromosome I *anomalum* et le chromosome A7 *hirsutum*. Nous exposerons enfin un troisième cas de substitution du chromosome I au chromosome A7.

1. — ISOLEMENT ET CARACTÉRISTIQUES DES LIGNÉES DE SUBSTITUTION

a - Isolement des lignées.

Nous avons eu l'occasion, au cours de l'étude des populations d'addition, de cultiver séparément les descendance issues de l'autofécondation de nombreux individus présumés, en raison de leur phénotype, porteurs d'une addition monosomique ou disomique.

Dans la majorité des cas, la descendance d'un individu porteur d'une addition monosomique comporte 35 % à 50 % de plants du même type chez lesquels la présence du chromosome additionnel se manifeste par l'expression de caractères particuliers liés entre eux. De même, la grande majorité de la descendance d'individus disomiques est elle-même composée d'individus du même type. Mais nous avons déjà noté, au cours du chapitre III, qu'il existait des exceptions à ces règles générales.

Nous avons également signalé que, parmi les descendance d'un individu supposé porteur d'une addition monosomique, il en existe chez lesquelles la fréquence des individus qui expriment un ensemble de caractères liés à la présence d'un chromosome de *G. anomalum* dévie de la normale. Ces déviations

étaient le plus souvent positives. Nous avons autofécondé les plants à phénotype caractéristique et nous avons cultivé leurs descendance séparément. A partir des populations d'addition des chromosomes II, III, IV, nous avons ainsi extrait des lignées relativement fertiles homozygotes pour divers caractères de *G. anomalum*.

Comme nous l'avons vu à la fin du chapitre III, nous avons également trouvé chez les lignées d'addition disomique du chromosome VI, des individus possédant la plupart des caractères révélateurs de la présence de ce chromosome mais qui étaient fertiles. L'étude de la méiose montrait l'existence de remaniements chromosomiques.

Nous avons constaté que des caractères habituellement liés entre eux peuvent parfois se ségréger. C'est ainsi que, dans des populations d'addition du chromosome I, nous avons remarqué des plants portant la maculature caractéristique du pétale mais dont les fibres étaient blanches. A l'inverse, certains plants à pétale blanc avaient des fibres colorées. La descendance des premiers s'est montrée semblable à celle d'un individu porteur d'une addition monosomique mais celle des seconds a permis d'isoler des

lignées homozygotes pour le caractère de pigmentation de la fibre. Dans des expériences ultérieures, l'hérédité de ce caractère s'est comportée comme monofactorielle. Nous avons également remarqué, dans la descendance de populations d'additions du chromosome V, des individus à phénotype caractéristique de la présence de ce chromosome mais à fibres blanches. En les autofécondant, nous avons obtenu des lignées homozygotes pour l'ensemble des caractères du chromosome V, à l'exception de la pigmentation de la fibre.

Nous avons pratiqué un examen de la méiose chaque fois que nous avons observé de tels accidents, et ce sont les individus à 52 chromosomes exprimant des caractères de *G. anomalum* que nous avons sélectionnés. Nous avons ensuite croisé par *G. hirsutum* les lignées homozygotes correspondantes et nous avons examiné les méioses des hybrides F₁. Dans tous les cas de substitution ainsi isolés, les métaphases I comportaient la plupart du temps un bivalent droit ou deux univalents. La figure 8 représente ainsi la métaphase I d'un plant F₁ du croisement entre une lignée de substitution du chromosome IV et la variété Allen.

Nous avons également examiné les méioses de plants F₁ du croisement entre une lignée de substi-

tution et des individus porteurs de l'addition monosomique correspondante utilisés comme femelles. Dans le cas d'une lignée de substitution du chromosome I, les métaphases, selon les individus, comportaient soit 26 bivalents dont un droit, soit 26 bivalents en anneau et un univalent. Ces figures peuvent s'interpréter comme indiquant une substitution de la totalité du chromosome I. La descendance des individus à 26 bivalents et un univalent était en effet composée de plantes à pétale maculé. L'univalent devait donc provenir de *G. hirsutum*. Dans le cas d'une lignée à fibres blanches comportant une substitution partielle du chromosome V, le croisement par des individus porteurs de l'addition correspondante a également donné des plants à 52 et 53 chromosomes. Mais chez ces derniers, le tiers des métaphases observées (16 sur 54) comportait un trivalent ouvert en V, ce qui confirme qu'une partie seulement de ce chromosome a été transférée. L'autofécondation de tels individus a conduit à une descendance hétérogène comportant, entre autres, un plant à 52 chromosomes de fertilité très réduite mais à fibres brunes et un monosomique. Toutes ces observations ayant été réalisées a posteriori, il est bien évident que les circonstances exactes dans lesquelles se sont produites les substitutions nous ont échappé. Les chromosomes des génomes A et B étant plus ou moins

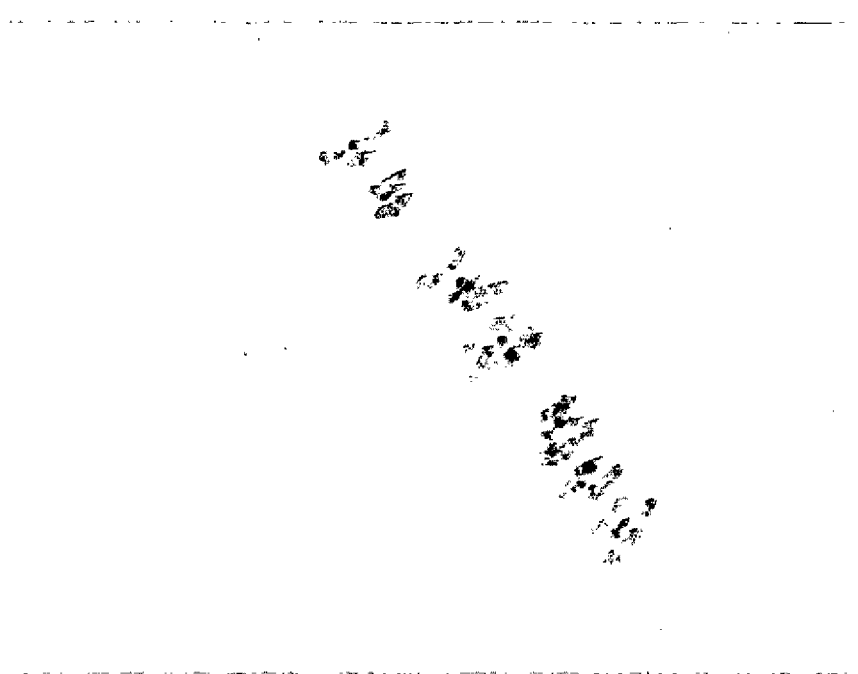


Figure 8. — Métaphase I d'un plant F₁ provenant du croisement entre une lignée de substitution du chromosome IV et la variété Allen.

homologues, le phénomène le plus probable est la recombinaison. Cette hypothèse n'exclut évidemment pas d'autres types d'accidents tels que des translocations réciproques ou non.

L'accroissement de la fréquence avec laquelle un caractère de *G. anomalum* apparaît dans certaines descendance résulte en partie du fait que les gamètes mâles transmettant ces caractères sont devenus plus compétitifs. La recherche systématique des substitutions devrait en tenir compte, en particulier dans le cas où le taux de transmission du chromosome surnuméraire par les gamètes mâles est très faible. La recherche des substitutions du chromosome I, par exemple, serait facilitée si on utilisait comme mâle, dans un croisement par *G. hirsutum*, les individus exprimant le phénotype caractéristique de ce chromosome; en addition monosomique, le chromosome I n'est en effet transmis que par moins de 10 % des gamètes mâles. A la limite, si le transfert d'un caractère précis constituait l'objectif d'amélioration à poursuivre, on aurait le plus grand intérêt à utiliser le pentaploïde comme mâle dans un croisement par *G. hirsutum*.

b - Caractéristiques des lignées de substitution isolées.

Nous avons identifié des substitutions dans six populations d'addition parmi les huit qui ont été isolées au cours de ces expériences. Comme nous nous sommes basé sur l'observation de caractères phénotypiques, nous n'avons pas pu faire d'isolement à partir des populations d'addition du chromosome VII. En outre, nous n'avons jamais observé d'anomalies apparentes dans les ségrégations des populations d'addition du chromosome VIII. Nous avons extrait plusieurs lignées de substitution indépendantes à partir des populations d'addition du chromosome I. Les substitutions se manifestaient, dans ce cas, soit par la pigmentation de la fibre seulement, soit par cette pigmentation associée à la maculature du pétale. C'est l'étude précise des substitutions du chromosome I qui fera l'objet de la suite de ce chapitre. Pour chacun des cinq autres chromosomes, nous n'avons extrait qu'une seule lignée de substitution. Les caractéristiques de chacune de ces lignées sont les suivantes :

Substitution concernant le chromosome I. — La présence de ce chromosome se traduit par la maculature du pétale et la pigmentation de la fibre. Dans les lignées de substitution qui expriment ce phénotype, divers caractères secondaires apparaissent également, en particulier une légère coloration anthocyanique de la tige. Le rendement en coton-graine est nettement plus faible que celui de la variété Allen utilisée comme variété de référence. Cette substitution diminue la longueur de la fibre ainsi que le rendement à l'égrenage. Nous avons fait un essai comparatif de lignées de substitutions partielles et de lignées de substitution des deux caractères associés. La substitution de la pigmentation de la fibre seule n'influe que très peu sur le rendement en coton-graine mais fait décroître le rendement à l'égrenage. Par contre, la substitution de la ma-

culature du pétale, la fibre étant blanche, provoque une chute importante du rendement en coton-graine mais n'influe pas sur les caractéristiques de longueur de la fibre et de rendement à l'égrenage.

Substitution concernant le chromosome II. — L'importance de la substitution est inconnue mais la confrontation de la lignée homozygote avec *G. hirsutum* donne lieu à l'apparition régulière d'un bivalent droit; cette lignée se caractérise par une forte tendance à la verse, un raccourcissement des branches fructifères, un mauvais développement des capsules. Le rendement est assez médiocre, la longueur de fibre inchangée, le pourcentage de fibres très bas; par contre, l'indice micronaire qui caractérise à la fois la finesse et la maturité de la fibre est élevé.

Substitution concernant le chromosome III. — La confrontation de cette lignée avec *G. hirsutum* a donné un résultat négatif; aucun bivalent droit n'a été en effet remarqué. Cependant, elle a conservé dans une certaine mesure un attribut caractéristique du chromosome III en addition avec l'épaississement relatif du limbe foliaire qui lui donne une couleur assez sombre. Son port est trapu, et elle manifeste une certaine tolérance à la sécheresse (DA SILVA et POISSON, 1969). Son rendement à l'hectare est comparable à celui de la variété Allen mais sa fibre est plus courte.

Substitution concernant le chromosome IV. — Nous ignorons quelle est l'importance de cette substitution mais la confrontation de cette lignée avec *G. hirsutum* donne lieu à l'apparition d'un bivalent droit. On observe plusieurs caractères propres aux lignées d'addition correspondantes : port élancé, branches fructifères dressées, forte pilosité de la tige et des feuilles, capsules allongées, style surplombant la colonne staminale, indentations caractéristiques du calice, par le groupement de sa floraison qui a pour conséquence une grande précocité. Son rendement à l'hectare est du même ordre que celui de la variété Allen prise comme témoin de référence. Sa fibre est nettement plus longue que celle du témoin mais elle parvient difficilement à maturité et, par suite, son indice micronaire est défectueux. Son rendement à l'égrenage est du même ordre que celui de la variété Allen.

Substitution concernant le chromosome V. — La lignée de substitution partielle se caractérise par plusieurs modifications phénotypiques : déformation des feuilles et des bractées, style surplombant très nettement la colonne staminale, capsules allongées, forte pilosité de l'ensemble du plant. Les capsules arrivent à maturité et ont tendance à rester fermées. Le rendement à l'hectare est faible, la maturité des fibres est très mauvaise. La longueur de la fibre est du même ordre que celle de la variété de référence mais le rendement à l'égrenage est plus faible. Une substitution hétérozygote d'un chromosome complet a été obtenue; étant donné le peu de fertilité de cette souche,

Tableau 25. — Performances comparées des diverses lignées de substitution

	Rendement ha en qtx	Pourcent. de fibres	Longueur de fibre en UHML	Ténacité	Allongt	Micronaire
Chromosome I	16,24	32,8	29,1	19,4	7,1	4,4
Chromosome II	19,60	24,0	30,8	21,7	5,4	4,9
Chromosome III	24,64	37,1	28,3	19,0	8,6	4,0
Chromosome IV	23,82	37,2	33,0	20,2	8,0	3,6
Chromosome V	15,53	36,0	31,9	19,4	8,8	3,1
Allen	22,40	37,4	31,6	20,0	7,6	4,2
44/2	28,60	39,4	31,2	20,3	7,1	4,0
Diff. signif. :						
P 0,05	2,44	1,1	0,5	0,3	0,3	0,1
P 0,01	3,28	1,5	0,6	0,4	0,4	0,2

il est douteux que la substitution puisse être obtenue à l'état homozygote.

Substitution concernant le chromosome VI. — A la suite de l'étude de la descendance de la race d'addition disomique, nous avons isolé une substitution homozygote intéressant probablement une grande part du chromosome VI. Cette lignée a de nombreux caractères de similitude avec la lignée d'addition disomique correspondante. Son port est très régulier mais sa taille est normale ; les capsules sont longues et ne portent pratiquement pas de glandes à gossypol ; les feuilles s'inscrivent dans un carré et la chute des pétales n'intervient qu'au bout d'une très longue période. Le taux de graines avortées et le rendement en coton-graine sont du même ordre que ceux de la variété Allen. Cette substitution n'influe pratiquement pas sur la longueur de la fibre mais le rendement à l'égrenage n'atteint plus que 32 % à 33 %.

Nous avons comparé les caractéristiques agronomiques de ces lignées à celles de la variété Allen au

fur et à mesure de leur isolement. Pour obtenir plus de précisions, nous avons mis en place un essai comparatif à six répétitions en lignes de 25 mètres en utilisant comme témoins de référence les variétés Allen et 44-2, cette dernière étant issue de la descendance de l'hybride triple *Hirsutum-arboreum-rainon-dii* et actuellement cultivée sur l'ensemble de la Côte d'Ivoire. Mais la lignée de substitution du chromosome VI a été isolée trop tardivement pour pouvoir être incluse dans cet essai. Le détail des résultats obtenus se trouve dans le tableau 25.

En résumé, les résultats obtenus pour les diverses substitutions sont variés mais toutes ces lignées sont affectées d'un défaut soit de rendement en coton-graine, soit de rendement à l'égrenage, soit de maturation de la fibre. Aucune de ces substitutions ne semble avoir d'influence sur la ténacité. En raison de sa précocité, la lignée de substitution du chromosome IV semble cependant présenter un certain intérêt agronomique mais la maturité très médiocre de sa fibre nécessite d'envisager un cycle complémentaire de sélection.

2. — ÉTUDE DU GROUPE DE LIAISON $R_2 Y_{g2} Lc_1$ DE *G. hirsutum* ET DE SON HOMOLOGUE CHEZ *G. anomalum*

De la descendance d'un individu porteur d'une addition monosomique du chromosome I dont nous donnerons la généalogie ci-dessous, nous avons isolé deux individus à phénotype d'addition qui présentaient la particularité suivante. Ces individus avaient 53 chromosomes qui, à la méiose, se répartissaient généralement en un univalent de grande taille, 25 bivalents en anneau et un hétérobivalent droit. Cet hétérobivalent était constitué d'un chromosome de taille normale et d'un chromosome télomérique qui avait subi la délétion de la presque totalité d'un bras. Nous avons parfois observé cette paire à l'état dissocié : la métaphase I comportait alors 25 bivalents et trois univalents de tailles différentes, ainsi que le montre la figure 9. Ces individus ayant été autofécondés, nous avons remarqué, chez

certaines de leurs descendants à phénotype d'addition, que le chromosome solitaire pouvait parfois s'associer à l'hétérobivalent pour constituer un hétérotrivalent (figure 10 b). Nous avons alors cherché à tirer parti de cette situation.

Nous avons déjà remarqué, et nous l'avons rappelé au début de ce chapitre, que certaines des fonctions du chromosome A7 de *G. hirsutum* et du chromosome I de *G. anomalum* présentent des analogies. Nous avons donc utilisé des lignées de *G. hirsutum* dont le chromosome A7 était convenablement marqué pour montrer que le chromosome I de *G. anomalum* et le chromosome A7 de *G. hirsutum* entraînent tous deux dans la composition de l'hétérotrivalent. Une série d'expériences complémentaires nous a

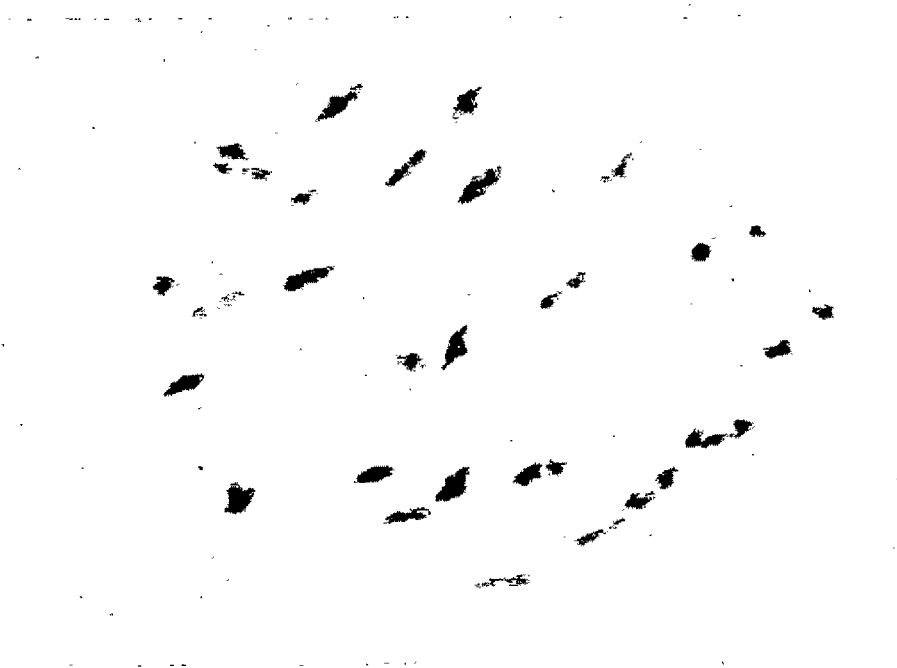


Figure 9. — Aspect particulier de méiose des individus P 78-35 et P 78-46.

ensuite conduit à déterminer la position des gènes marqueurs du chromosome A7 par rapport à son centromère. Simultanément, nous avons également déterminé la position des gènes vraisemblablement correspondants du chromosome I.

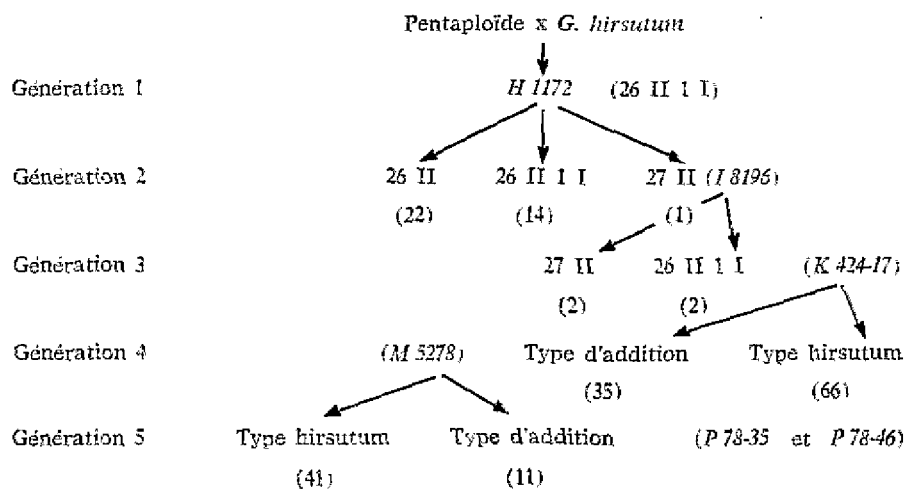
C'est la description de ces expériences qui fera l'objet de la deuxième partie de ce chapitre. Rappelons que le chromosome I est responsable de l'apparition de la maculature du pétale, le gène correspondant était situé près du centromère (Poisson, 1967) et de la pigmentation brune de la fibre. Il contient également un facteur responsable de la synthèse de la chlorophylle.

Le chromosome A7 porte des gènes qui induisent les mêmes caractères : le gène R_2 intéresse la maculature du pétale ; Yg_2 la synthèse de la chlorophylle ; Lc_1 la pigmentation brune de la fibre. Les taux de recombinaison entre ces trois gènes sont de 26,6 % pour la région $R_2 Yg_2$; de 35,6 % pour la région $Yg_2 Lc_1$ et de 44,1 % pour la région $R_2 Lc_1$.

a - Isolement des deux souches à hétérobivalent droit.

Au cours de l'étude des différents types d'addition, nous avons isolé et autofécondé un individu, I 8196, porteur de l'addition disomique du chromosome I. Dans sa descendance, la souche d'addition monosomique K 424-17 se remarquait par sa fibre peu pigmentée et nous l'avons autofécondée. Compte tenu du nombre de chromosomes de cette plante, les fréquences de différents phénotypes de sa descendance étaient normales. Cependant, nous avons remarqué chez certains types d'addition monosomique, une proportion moyenne de trivalents assez élevée, de l'ordre de 6 % à 7 %. Bien qu'ils n'aient pas tous été analysés, nous avons cultivé la descendance de certains d'entre eux. Nous avons alors constaté que l'une des populations ségrégantes, provenant de la souche M 5278 dont la méiose n'avait pas été analysée, comportait une proportion particulièrement faible de types d'addition : 11 individus seulement sur un effectif total de 52. Nous avons examiné la méiose de tous ces individus et nous avons constaté que les souches P 78-35 et P 78-46 avaient bien 53 chromosomes mais que l'un d'eux, qui entraînait dans la constitution d'une paire, était un télosomique. La généalogie de ces deux souches est précisée par le tableau 26.

Tableau 26. — Généalogie des souches P 78-35 et P 78-46



Nous avons autofécondé tous les descendants de la souche *M 5278* mais nous avons également croisé les souches *P 78-35* et *P 78-46* par les types de *G. hirsutum* auxquels nous avons déjà fait allusion, SM 1, triple dominant pour les gènes R_s , Y_g et L_c , et T 414, triple récessif pour les mêmes gènes.

À la génération suivante, nous avons tout d'abord examiné toutes les descendance directe et nous n'avons remarqué aucune anomalie, excepté dans les descendance des souches *P 78-35* et *P 78-46* que nous avons alors étudiées en détails.

b - Descendance directe des souches *P 78-35* et *P 78-46*.
Première génération.

Sur un effectif total de 122 plantes, nous avons tout d'abord noté une fréquence anormalement élevée de types à pétale maculé (77). Nous avons ensuite constaté que les deux caractères, maculature du pétale et pigmentation de la fibre, étaient souvent dissociés. Enfin, certaines plantes étaient partiellement, peu ou très peu fertiles. Les fréquences des différentes catégories ainsi observées sont détaillées dans le tableau 27.

Nous avons alors pratiqué un examen systématique des métaphases I. Les 7 plantes fertiles à pétale blanc examinées avaient toutes 52 chromosomes; leur méiose était régulière et comportait 26 bivalents en anneau. Nous avons également examiné les méioses de 29 plants à pétale maculé mais nous avons alors constaté des configurations variables selon les individus. On peut les classer en cinq types principaux qui sont les suivants :

Caryotype n° 1. — 21 bivalents et 2 univalents de grande taille (dans 1 cas sur 9, ces deux univalents pouvaient s'apparier en un bivalent droit). Il s'agit donc là d'une substitution. Ce caryotype (fig. 10 a) a été observé sur 6 plantes dont 4 fertiles et 2 peu fertiles. Par la suite, toutes les plantes possédant 52 chromosomes de taille normale ont été considérées comme appartenant à la classe caryotypique n° 1.

Caryotype n° 2. — 26 bivalents et 1 univalent de grande taille. C'est le caryotype d'un individu porteur d'une addition monosomique. Ce caryotype a été observé sur 4 plants tous peu fertiles.

Tableau 27. — Fréquences phénotypiques dans la descendance directe de *P 78-35* et *P 78-46*

Fibre	Très peu fertile			Peu fertile			Fertile			Total
	colorée blanche			colorée blanche			colorée blanche			
Pétale maculé	12	2	(20)	22	10	(32)	8	17	(25)	77
Pétale blanc			(1)	5	4	(9)	10	25	(35)	45

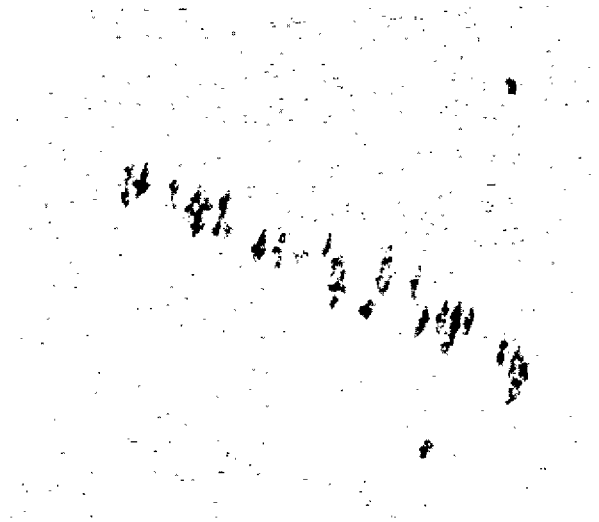


Figure 10 a.

Caryotype n° 1 - 25 II 2 1

Par extension, nous avons également désigné ainsi tous les types à 26 bivalents de taille normale.

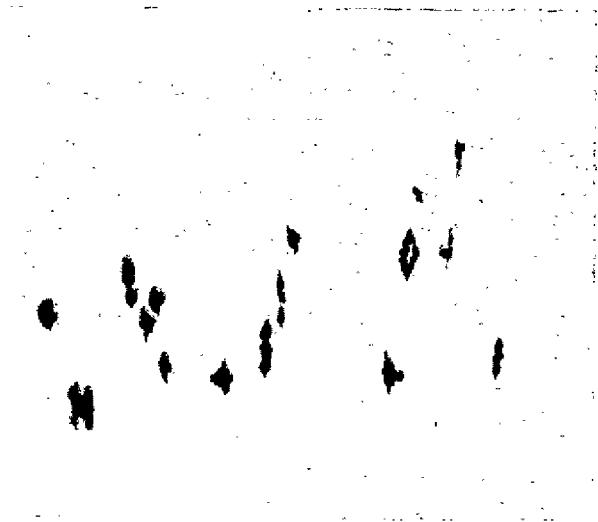


Figure 10 b.

Caryotype n° 3 - 25 II 1 hétéro III

Seuls quelques bivalents sont présents sur la figure. Le degré d'association des chromosomes entrant dans la constitution du trivalent est variable.

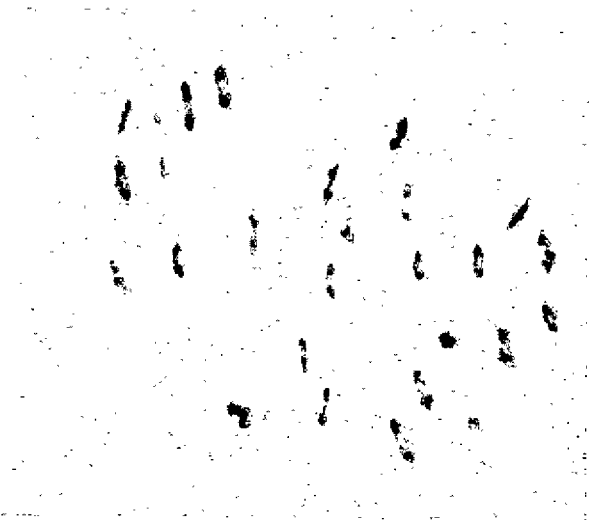


Figure 10 c.

Caryotype n° 4 - 27 II

On remarque la paire constituée par l'association de deux chromosomes subtélocentriques.



Figure 10 d.

Caryotype n° 6 - 26 II

On remarque la paire hétéromorphe constituée par l'association d'un chromosome normal et du chromosome subtélocentrique.

Caryotype n° 3. — 25 bivalents en anneau, 1 hétérobivalent droit et 1 univalent. C'est le caryotype parental et nous l'avons observé sur 14 plantes dont 9 fertiles et 5 peu fertiles. Le chromosome télolocentrique était pratiquement toujours apparié avec un chromosome de taille normale mais le 53^e chromosome pouvait parfois s'apparier avec le bras libre de l'hétérobivalent droit, donnant ainsi un hétérotrivalent. Les fréquences relatives de ces deux configurations étaient variables selon les individus. C'est ainsi que nous avons observé chez la plante R 454-30 :

10 cellules-mères à 25 bivalents et 1 hétérotrivalent (figure 10 b) ;

1 cellule-mère à 25 bivalents et 1 hétérobivalent et 1 univalent ;

0 cellule-mère à 25 bivalents et 3 univalents (figure 9),

alors que chez la plante R 454-6, nous avons observé 3 cellules-mères de la première catégorie, 12 de la seconde et 2 de la troisième.

Caryotype n° 4. — 25 bivalents en anneau, 2 univalents de grande taille s'appariant parfois en un bivalent droit et un bivalent ditélosomique résultant de l'association de deux chromosomes subtélocentriques. Dans la même catégorie, nous avons placé également des plantes à 26 bivalents en anneau et un bivalent ditélosomique (figure 10 c). Nous avons observé l'une ou l'autre de ces configurations sur 4 plantes très peu fertiles. Il s'agit alors d'individus que l'on peut considérer comme porteurs d'une addition disomique puisqu'ils ont 54 chromosomes ; leur descendance, que nous examinerons ultérieurement, confirme cette interprétation.

Caryotype n° 5. — 25 bivalents en anneau, 1 bivalent de grande taille s'appariant parfois en un bivalent très peu fertile portait cette configuration. On peut également considérer qu'elle représente un type d'addition disomique.

Ces caryotypes ont en commun la présence de 25 bivalents en anneau. La diversité des configurations résulte donc uniquement de la répartition, chez les gamètes parentaux, de l'univalent et des éléments constitutifs de l'hétérobivalent. On peut déduire de la présence des caryotypes n° 1 et n° 2, en particulier, que le chromosome I n'est pas le chromosome subtélocentrique. Ce dernier résulte vraisem-

blablement du remaniement d'un chromosome d'origine *hirsutum*. Le chromosome I peut se substituer à un chromosome de *G. hirsutum* et même s'associer à lui pour constituer un hétérotrivalent. La fréquence particulièrement élevée du caryotype n° 3 indique que la ségrégation méiotique de l'hétérobivalent et la migration de l'univalent ne sont pas totalement indépendantes. Le problème revenait alors à identifier le chromosome de *G. hirsutum* auquel le chromosome I peut se substituer et, éventuellement, s'apparier. Étant donné les analogies qui apparaissent entre le chromosome I et le chromosome A7, il s'agissait donc de se placer dans la situation où nous pourrions éprouver l'hypothèse de l'homéologie de ces chromosomes. Utilisant simultanément le marqueur cytotologique que constitue le chromosome subtélocentrique et les marqueurs génétiques du chromosome A7, nous avons examiné la descendance des croisements entre P 78-35 et P 78-46 et les lignées SM 1 et T 414 de *G. hirsutum*.

c - Descendance des croisements de P 78-35 et P 78-46 par SM 1 et T 414.

Toutes les plantes appartenant à ces F1 avaient des feuilles vertes. Chez les descendants du croisement par SM 1, toutes les plantes avaient des fibres brunes, cette pigmentation étant due à l'intervention du gène *Lc*, qui masquait la pigmentation d'origine *anomalum* que nous appellerons pour plus de clarté *Lc*. Cette pigmentation était elle-même indiscernable chez les plantes originaires du croisement par T 414. La présence du chromosome I ne pouvait donc être identifiée que par la maculature du pétale caractéristique que nous appellerons désormais *R*. Cette maculature masquait elle-même celle d'origine *hirsutum* conférée par *R* dans les descendance du croisement par SM 1. Sur un effectif total de 83 plants, 48 avaient une maculature du pétale de type *R*. Tous les individus appartenant à cette F1 étaient fertiles.

Nous avons alors examiné la méiose de 23 individus de phénotype *hirsutum* et 25 de phénotype *anomalum*. Nous avons ainsi reconnu les trois premières configurations cytologiques déjà décrites dans l'étude des descendance d'autofécondation. En outre, nous avons observé une liaison étroite entre le caryotype n° 1 et le phénotype du pétale *hirsutum* ainsi qu'entre le caryotype n° 3 et le phénotype du pétale *anomalum*. Le tableau 28 donne les fréquences des différentes classes ainsi reconnues.

Tableau 28. — Fréquences des caryotypes et des phénotypes dans les F1 des croisements par SM 1 et T 414 des souches P 78-35 et P 78-46

Phénotypes du pétale	Caryotypes			Phénotypes		
	n° 1	n° 2	n° 3	P 78-35	P 78-46	Total
<i>Anomalum</i>	2	4	19	35	13	48
<i>Hirsutum</i>	20	—	3	25	10	35

Tableau 29. — Fréquences des caryotypes et des phénotypes dans les descendance du croisement (P 78-35 et P 78-46 \times SM 1) \times T 414

Phénotypes	Caryotypes				Phénotypes		
	n° 1	n° 2	n° 3	n° 6	Souche 1	Souche 2	Total
R _A Lc ₁	—	10	10	—	53	30	83
R _A lc ₁	5	1	29	—	61	59	120
R ₂ Lc ₁	23	—	1	—	42	36	5
R ₂ lc ₁	8	—	—	—	19	21	78
r ₂ lc ₁ Yg ₂	—	—	—	3	3	2	40

Chez les plantes dont le pétale a le phénotype de celui de *G. anomalum*, les détails des appartenements chromosomiques n'appellent aucun commentaire nouveau : ils sont conformes à la description que nous en avons déjà faite au paragraphe précédent. Par contre, chez les plantes de phénotype *hirsutum*, trois avaient une configuration caryologique de type 3. Les trois chromosomes étaient associés dans la plupart des cellules-mères. Nous avons en effet observé les fréquences suivantes :

79 cellules-mères à 25 bivalents en anneau et 1 hétérotrivalent ;

7 cellules-mères à 25 bivalents en anneau, 1 hétéro-bivalent et 1 univalent.

L'étude de cette génération n'a donc fait que confirmer l'interprétation des observations réalisées au cours de l'étude de la descendance directe. Nous avons donc choisi dans ces F1 plusieurs souches caractéristiques de phénotype *anomalum* et nous les avons recroisées par la lignée triple récessive T 414 que nous avons utilisée comme mâle.

d - Descendances du premier back-cross par T 414.

Nous avons étudié la descendance de plusieurs représentants de chacun des caryotypes mais c'est l'examen de la descendance des souches du 3° type qui nous a permis d'accumuler le maximum de renseignements. Nous nous bornerons donc à décrire la descendance des souches de caryotype n° 3. Deux d'entre elles provenaient du croisement de P 78-35 et P 78-46 par SM 1, triple dominant, et huit provenaient du croisement par T 414, triple récessif.

1° Descendance du croisement (P 78-35 et P 78-46 \times SM 1) \times T 414.

Comme à la génération précédente, nous avons examiné simultanément les phénotypes et les caryotypes. Les phénotypes se répartissaient en cinq catégories dont l'une composée de triple récessifs (r₂ Yg₂ lc₁), tandis que les caryotypes se répartissaient en quatre catégories dont trois correspondaient aux caryotypes 1, 2 et 3, déjà décrits. Le tableau 29 indique les fréquences de ces différentes classes.

L'effectif de l'une des catégories phénotypiques, la catégorie des triple récessifs, était faible : 5/326. L'examen méiotique a montré qu'il s'agissait de plantes à 26 paires de chromosomes dont l'une était un hétérobivalent droit (fig. 10 d) composé de l'association du chromosome subtélodentrique et d'un chromosome de *G. hirsutum*. La correspondance entre le phénotype triple récessif et ce nouveau caryotype, le caryotype n° 6, permet de déduire que le chromosome subtélodentrique a pour origine un remaniement du chromosome A7 de *G. hirsutum* et que les gènes R₂ Yg₂ et Lc₁ portés par ce chromosome sont situés sur un seul bras. Le bras absent du chromosome subtélodentrique est le bras du chromosome qui porte le groupe de liaison ainsi défini. Nous avons ultérieurement confirmé cette conclusion par une série d'expériences complémentaires (Poisson, 1969). La rareté de cette configuration montre que les gamètes à 26 chromosomes, dont ce subtélodentrique, sont rares ou rarement fonctionnels.

Les chiffres correspondant aux quatre autres phénotypes étaient les suivants :

R_A Lc₁ : 83, R_A lc₁ : 120, R₂ Lc₁ : 78, R₂ lc₁ : 40.

Par suite de l'intervention de T 414, la pigmentation de la fibre de type Lc₁ ne s'est pas exprimée. Nous n'avons éprouvé aucune difficulté à reconnaître le phénotype R_A. Par contre, il a été parfois difficile de reconnaître le caractère R₂ et d'éviter de le confondre avec r₂. En effet, ainsi qu'il arrive fréquemment lorsqu'on utilise ce caractère marqueur dans une hybridation entre espèces, la maculature R₂, à cette génération, ne s'exprimait parfois que par la coloration de quelques cellules. Cette difficulté a totalement disparu dans les générations suivantes provenant de nouveaux back-cross. La fréquence du phénotype R_A (203) excédait largement celle de R₂ (118) ; par contre, Lc₁ et lc₁ avaient des fréquences identiques (161 et 160). Dans l'hypothèse où, comme dans la descendance d'un individu porteur d'une addition monosomique, les caractères R_A et Lc₁ seraient totalement indépendants, les fréquences des deux classes R_ALc₁ et R_Alc₁ auraient dû être égales. Mais les fréquences observées de ces deux classes différaient significativement du chiffre théorique 101,5 ($\chi^2 = 7,2$ avec 1 d.l.).

Nous avons pratiqué l'examen méiotique d'un échantillon d'individus appartenant à chacun de ces phénotypes. Ainsi que le montre le tableau 30, pour chacun des deux caractères en cause, il existe une corrélation entre le caryotype et le phénotype exprimé. Cette corrélation est plus forte dans le cas du couple R_1 - R_2 que dans celui du couple Lc_1 - lc_1 .

Tableau 30. — Répartition des fréquences observées en fonction des phénotypes et des caryotypes.

Caryotypes	Phénotypes			
	R_1	R_2	Lc_1	lc_1
1	5	31	23	13
2	11	—	10	1
3	39	1	11	29

En comparant les détails de l'appariement chez les individus de caryotype 3, nous avons remarqué que, chez les individus de phénotype R_1Lc_1 , la proportion des cellules-mères chez lesquelles le chromosome additionnel s'associe à l'hétérobivalent pour constituer un hétérotrivalent atteint 90 %, alors que cette proportion n'est que de 50 % chez les individus de phénotype R_1lc_1 . Le tableau 31 rend compte de ces observations.

On peut interpréter ces observations de la façon suivante : les chromosomes impliqués dans la constitution du trivalent sont les chromosomes I de *G. anomalum*, A7 de *G. hirsutum*, apporté par SM1 et A7 subtélocentrique provenant de P78-33 ou P78-46. R_1 et R_2 sont tous deux à proximité de leurs centromères respectifs tandis que Lc_1 est en position distale. Les chromosomes I et A7 sont susceptibles de s'apparier par un bras sur lequel peuvent se produire des crossing-over. Le croisement de retour a eu pour effet de mettre en présence un chromosome A7 non remanié et le chromosome I. Lorsque, par suite de recombinaison avec le chromosome A7, le chromosome I a acquis le segment distal sur lequel est situé

Lc_1 , l'homologie des extrémités distales a provoqué un accroissement caractéristique de la fréquence d'appariement entre ces deux chromosomes.

2° Descendance du croisement (P78-35 ou P78-46 \times T414) \times T414.

Nous avons utilisé huit souches F1 mais chacune d'elles n'a fourni qu'une descendance d'effectif restreint. Chez les plantes de phénotype R_1 , la majorité avait un feuillage vert tandis que la moitié environ des plantes de phénotype R_2 avait un feuillage vert, l'autre moitié ayant un feuillage jaunâtre. Le chromosome I apportant lui-même un facteur intervenant dans la synthèse de la chlorophylle, on pouvait considérer cette répartition comme normale. Mais, ainsi qu'on peut le constater à l'examen du tableau 32 qui regroupe les données relatives à cette série de croisements, il existait également six individus R_1yg dont nous avons examiné en détails le comportement méiotique.

Deux de ces individus ont été analysés. Leur constitution caryologique était du type n° 3 et, chez toutes les cellules-mères que nous avons observées, les chromosomes A7 et I étaient appariés : 14 à [25 bivalents et 1 hétérotrivalent] ; 7 à [25 bivalents en anneau, 1 bivalent droit et 1 petit univalent]. Ces individus provenaient donc d'une recombinaison entre R_1 du chromosome I et yg_2 du chromosome A7.

Trois individus de phénotype ryg ont attiré notre attention par leur constitution caryologique de type n° 3. D'après l'analyse détaillée des méioses, ils peuvent avoir deux origines différentes. Les configurations observées à la méiose de la plante T561-02 se répartissaient de la façon suivante :

- 12 cellules-mères à 25 bivalents et 1 hétérotrivalent, soit ouvert (8), soit fermé ;
- 13 cellules-mères à 26 bivalents en anneau et 1 petit univalent.

Le gamète femelle à l'origine de cette plante provenait très probablement de la non disjonction de l'hétérobivalent. L'existence de trivalents fermés ap-

Tableau 31. — Appariements comparés chez les souches R_1Lc_1 et R_1lc_1 .

Souches parentales	Souches parentales		Descendants de back-cross		
	Appariement		Phénotypes	Appariement	
	26 II 1 I	25 II 1 III		26 II 1 I	25 II 1 III
Souche 1	11	7	R _A Lc ₁	5	42
			R _A lc ₁	52	21
Souche 2	1	5	R _A Lc ₁	7	56
			R _A lc ₁	70	77
Total			R _A Lc ₁	12	99
			R _A lc ₁	122	98

Tableau 32. — Descendances du back-cross (P 78-35 et P 78-46 \times T 414) \times T 414

Phénotypes	Caryotypes			Phénotypes									Total
	n° 1	n° 2	n° 3	Souches	1	2	3	4	5	6	7	8	
R _A Yg	—	2	11		5	12	6	17	22	4	19	9	94
R _A yg	—	—	2		2	1	0	1	2	0	0	0	6
r ₂ Yg	8	—	1		0	0	2	6	8	10	12	3	41
r ₂ yg	8	—	3		5	6	2	9	7	6	6	6	47

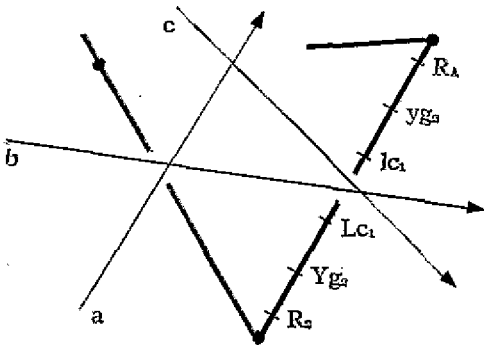
porte un nouvel argument en faveur de l'origine *hirsutum* du télomérique.

Par contre, chez les deux autres plantes, sur un total de 22 cellules-mères, nous avons régulièrement observé 25 bivalents en anneau et 1 hétérotrivalent ouvert. On peut attribuer ces configurations à une recombinaison entre R et le centromère.

e - Descendances des deuxième et troisième back-cross par T 414.

L'interprétation des faits que nous venons d'exposer nous a conduit à admettre que le chromosome I peut s'associer au bras libre du chromosome A7 qui porte le groupe de liaison R₂ Yg₂ Lc₁. Dans ces conditions, le trivalent observé, entre autres, chez les plantes de phénotype R_Ayg devait être composé d'un chromosome A7 médian *hirsutum* associé par un bras à un chromosome A7 subtélomérique et par l'autre bras au chromosome I *anomalum* remanié par suite d'une recombinaison avec le chromosome A7.

C'est pour vérifier l'exactitude de cette hypothèse que nous avons réalisé les expériences suivantes. Nous avons croisé les deux individus R_Ayg auxquels nous venons de faire allusion, par le triple dominant SM 1 utilisé comme mâle. A la génération suivante, nous avons sélectionné quatre souches de phénotype R_A et de caryotype n° 3. On pouvait donc schématiser de la façon suivante la ségrégation méiotique à attendre de l'hétérotrivalent :



Nous avons croisé ces quatre souches par le triple récessif T 414 et nous avons observé les ségrégations phénotypiques et caryotypiques dont le détail se trouve résumé dans le tableau 33.

Tableau 33. — Descendances du quatrième croisement par *G. hirsutum* des souches P 78-35 et P 78-46

Phénotypes	Caryotypes			Phéno- types
	n° 1	n° 2	n° 3	
R _A Yg ₂ Lc ₁	—	3	4	15
R _A Yg ₂ lc ₁	—	1	1	2
R _A Yg ₂ Lc ₁	1	—	7	45
R _A yg ₂ Lc ₁	—	—	15	63
R ₂ Yg ₂ Lc ₁	8	—	—	43
R ₂ Yg ₂ lc ₁	3	—	—	36
R ₂ Yg ₂ Lc ₁	2	—	—	2
R ₂ Yg ₂ lc ₁	2	—	—	6

On peut en déduire que la majorité des gamètes à l'origine de cette descendance provenaient de ségrégations du type b et que les gamètes à 25 chromosomes et un télomérique étaient fortement défavorisés. La plupart des individus de phénotype R_A avaient une configuration caryologique de type 2 ou de type 3. Nous avons examiné leurs méioses en détails (tableau 34) et nous avons constaté que, par suite du remaniement du chromosome I, son association avec le chromosome A7 devient pratiquement de règle.

Aucune de ces observations n'est donc en contradiction avec l'interprétation précédemment formulée. Nous avons alors estimé les taux de recombinaison entre les marqueurs du chromosome A7 d'après les ségrégations observées chez les individus de phénotype R₂ :

$$R_2 Lc_1 : 48,3 \pm 5,4;$$

$$R_2 Yg_2 : 9,2 \pm 3,1;$$

$$Yg_2 Lc_1 : 43,7 \pm 5,3.$$

On constate ainsi que le taux de recombinaison du couple R₂ Yg₂ est significativement inférieur au taux de 26,6 calculé d'après les données d'hybridation intraspécifique. Le taux de recombinaison du couple Yg₂ Lc₁ est plus élevé que 35,6 mais n'en diffère pas

Tableau 34. — Configurations méiotiques observées chez les individus de phénotype R_A

Caryotype n° 2		Caryotype n° 3	
Configurations	Fréquences	Configurations	Fréquences
25 II 1 III ouvert	5	25 II 1 hétéro III	218
fermé	35	25 II 1 II droit I I subtélodentrique	7
26 II 1 I	56	25 II 1 hétéro II 1 I	11
25 II 3 I	1	25 II 3 I	1

significativement. Le taux de recombinaison entre R_A et L_C ne diffère pas du taux observé chez *G. hirsutum*, 44,1.

f - Conclusions.

L'ensemble de ces observations établit donc les faits suivants :

— Le chromosome I de *G. anomalum* peut se substituer au chromosome A7 de *G. hirsutum*. Lorsque cette substitution est hétérozygote, les deux chromosomes peuvent s'apparier et se recombiner.

— R_A et Y_G du chromosome I de *G. anomalum* se comportent comme allèle de R_A et Y_G du chromosome A7 de *G. hirsutum*.

— Les trois gènes R_A , Y_G et L_C du chromosome A7 sont situés sur le même bras de chromosome, R_A étant en position proximale et L_C en position distale. Symétriquement, R_A et Y_G du chromosome I de *G. anomalum* sont situés sur le même bras de chromosome, R_A étant situé plus près du centromère que

Y_G .

— Le remplacement de la partie distale du chromosome I par la partie distale du chromosome A7 favorise l'appariement du chromosome ainsi remanié avec le chromosome A7. Mais l'accroissement du taux d'appariements ne semble pas favoriser les recombinaisons entre les fractions de ces chromosomes qui sont restées hétérologues.

A partir des souches d'origine, P 78-35 et P 78-46, nous avons pu extraire plusieurs lignées de substitution du chromosome I par filiation directe autofécondée. Nous avons pu rendre ces lignées homozygotes sans difficulté. Nous avons également extrait de ce matériel une lignée d'addition disomique à laquelle nous avons déjà fait allusion au chapitre III. Il s'agit, en réalité, d'une lignée de substitution homozygote du chromosome I, le génome comprenant, en outre, la paire ditélosomique associant les chromosomes A7 subtélodentriques. Il ne s'agit donc là que d'une addition partielle. Cette lignée est très peu fertile mais il est possible de la perpétuer par autofécondation.

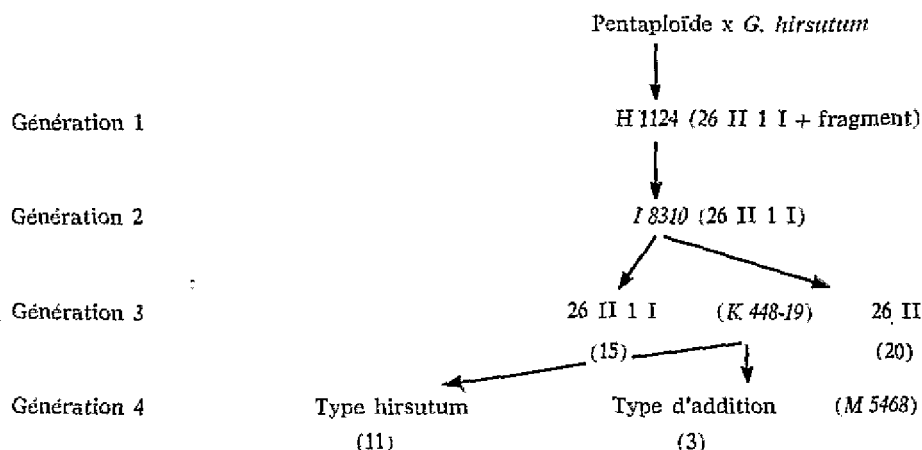
3. — ÉTUDE DE LA RECOMBINAISON ENTRE LE CHROMOSOME I DE *G. anomalum* ET LE CHROMOSOME A7 DE *G. hirsutum*

Nous venons de voir qu'il existe entre le chromosome I de *G. anomalum* et le chromosome A7 de *G. hirsutum* une homologie résiduelle suffisante pour qu'ils puissent se recombiner en plusieurs points de la région marquée par leurs centromères respectifs et les gènes R_A , Y_G et L_C .

La substitution d'un fragment distal de cette région du chromosome A7 au fragment distal correspondant du chromosome I favorise l'appariement entre le chromosome A7 et le chromosome I ainsi remanié. Si ce remaniement chromosomique est de taille suffisante, le nombre de chiasmas dans la région définie plus haut devient au moins égal à 1. Dans ces conditions, il est du même ordre que celui que l'on

observe dans l'espèce *G. hirsutum*. Dans la paire constituée par l'assemblage du chromosome A7 et du chromosome I remanié, la région située entre le centromère et le locus correspondant à L_C se subdivise cependant en deux zones. La zone distale comprend deux fragments homologues tandis que la zone proximale comprend deux fragments appartenant à des espèces différentes. On peut se demander si cette situation ne peut avoir des répercussions sur la fréquence des crossing-over dans chacune des deux zones. En effet, lors de l'examen de la descendance du 4^e back-cross par *G. hirsutum* des souches P 78-35 et P 78-46, nous avons remarqué que, malgré une nette diminution du taux de recombinaison entre R_A et Y_G , le taux de recombinaison entre les marqueurs

Tableau 35. — Généalogie de la souche M 5468



extrêmes R_2 et Lc_1 ne diffère pas du taux que l'on observe chez *G. hirsutum* ; mais la présence du chromosome subtélocentrique entraîne des complications méiotiques qui rendent malaisée l'étude des recombinaisons entre le chromosome I et le chromosome A7.

Nous nous sommes alors adressé à une autre lignée de substitution du chromosome I issue de la souche M 5468 que nous avons identifiée lors de l'examen systématique des descendance d'individus porteurs de l'addition monosomique du chromosome I. Nous avons isolé de sa descendance plusieurs lignées homozygotes pour le caractère de maculature du pétale dont deux étaient en outre homozygotes pour le caractère de pigmentation de la fibre. En les croisant par les lignées marquées de *G. hirsutum* SM 1 et T 414, nous avons observé, dans leurs descendance, des recombinaisons entre le chromosome I et le chromosome A7. Ces recombinaisons ont ainsi conduit à des chromosomes composés de fragments appartenant aux deux espèces. Nous avons étudié quelques-uns de ces recombinants en les croisant avec *G. hirsutum*. Les descendance obtenues ont révélé de nouvelles recombinaisons dont la localisation et la fréquence posent des problèmes. Ce sont ces problèmes qui seront examinés au cours de cette troisième partie.

a - Isolement de la souche de substitution M 5468.

Dans la descendance, par autofécondation, d'une plante (I 8310) porteuse du chromosome I à l'état d'addition monosomique, les individus à pétale maculé ont montré une pigmentation de la fibre faible par rapport à celle que l'on constatait habituellement dans ce type d'addition. L'un d'entre eux, K 448-19, a produit 11 individus de type *hirsutum* et 3 autres dont le phénotype, à l'exception de la couleur claire des fibres, correspondait à celui d'une addition monosomique. Effectivement, deux d'entre

eux, par autofécondation, ont produit un mélange de 53 individus de type *hirsutum* et 29 de type *anomalum*. La descendance du troisième, M 5468, comportait 30 individus à pétale maculé dont 3 à fibres blanches, 22 à fibres pigmentées et 5 à fibres très pigmentées ; et 15 individus à pétale blanc correspondant, pour la coloration de la fibre, respectivement à 0,7 et 8 individus. L'association habituelle entre maculature du pétale et pigmentation de la fibre était donc rompue et on voyait apparaître des individus à fibres très colorées. Malgré ce polymorphisme, tous les descendants de M 5468, dont on rappelle la généalogie ci-dessus (tableau 35), étaient à 52 chromosomes. Toutes les plantes issues de M 5468 ont été autofécondées et celles qui portaient le phénotype R_2 ont été croisées par les lignées de *G. hirsutum* SM 1 (R_2 Yg, Lc_1) et T 414 (r_2 yg, lc_1).

Dans les descendance issues d'autofécondation, il est difficile et long mais en réalité possible, de distinguer sans erreur importante le degré de pigmentation de la fibre. On a donc pu classer (tableau 36) les 45 descendance obtenues par autofécondation.

Ce tableau montre qu'il existe des descendance hétérogènes et homogènes pour les caractères envisagés. Qu'il s'agisse de l'un ou l'autre de ces caractères, certains individus étudiés devaient donc correspondre à des homozygotes. C'est ainsi que 8 d'entre eux devaient être homozygotes pour le caractère de maculature du pétale, dont 2 devaient être en outre homozygotes pour le caractère de pigmentation de la fibre.

22 individus étaient hétérozygotes pour le caractère de maculature du pétale, l'un étant homozygote pour le caractère de pigmentation de la fibre, 17 étant hétérozygotes pour ce caractère et 4 ayant des fibres blanches. Dans les descendance des individus à fibres blanches, la ségrégation du caractère de maculature du pétale pouvait être considérée comme monofactorielle : 183 individus étaient en effet de

Tableau 36. — Caractères des lignées provenant, par autofécondation, des descendants de M 5463

Maculature du pétale		Pigmentation de la fibre		
		Présente		Total
		homogène	hétérogène	
présente	hétérogène	2	5	8
	ségrégante	1	17	22
absente			7	15
Total		3	29	45

phénotype R_A et 68 avaient un pétale blanc. Mais dans les descendance des individus à fibres pigmentées, le rapport entre les fréquences des individus de phénotype R_A et r_A différait significativement de 3 : 1 (tableau 37).

Tableau 37. — Ségrégation du caractère R_A en fonction de la pigmentation de la fibre

Pigmentation de la fibre	Pétale maculé	Pétale blanc	χ^2 3 : 1
brune homogène	46	22	1,96
brune hétérogène	581	290	31,96
blanche	183	68	0,59

Comme nous avons croisé par SM 1 (R_A Yg. Lc.) et T 414 (r_A yg. lc.) tous les individus de phénotype R_A , nous avons alors examiné les descendance de ces croisements. Les souches hétérozygotes pour le caractère R_A ont donné un ensemble de ségrégations très homogène et, sur un effectif total de 431 individus, 214 avaient le phénotype R_A . Dans les descendance de ces croisements, la ségrégation du caractère R_A était donc monofactorielle et ne dépendait pas du caractère de pigmentation de la fibre. Les déviations observées dans les descendance directes sont donc attribuables soit au défaut de fertilité de certains des gamètes mâles qui transmettent le caractère R_A , soit à la létalité de zygotes ou de plantules portant ce caractère. À l'examen microscopique, le pollen des individus hétérozygotes pour le caractère R_A est homogène mais il n'est pas impossible que la vitesse de croissance des tubes polliniques puisse dépendre de la constitution génétique. Par ailleurs, les individus à pétale maculé et fibres brunes, homozygotes ou hétérozygotes pour ces deux caractères ont près de 25 % d'ovules avortés. Ces deux facteurs interviennent probablement de façon simultanée : comme nous le verrons par la suite, si, dans un croi-

sement par *G. hirsutum*, on utilise comme mâle un individu R_A hétérozygote, on observe dans la descendance de ce back-cross un léger déficit en individus de phénotype R_A . Nous n'avons cependant pas examiné cette question plus avant, ce phénomène n'intervenant pas dans la suite de nos expériences.

Retenons surtout de l'exposé qui précède que nous disposons de lignées homozygotes pour R_A . Rappelons que six de ces lignées ont été croisées par SM 1 (R_A Yg. Lc.) et T 414 (r_A yg. lc.). Les méioses des hybrides ont montré régulièrement soit deux univalents, soit un bivalent droit (fig. 11). Si nous nous souvenons que les souches sœurs de la souche originale M 5463 correspondaient à une addition monosomique, on peut admettre que dans M 5463 la substitution portait sur l'intégralité du chromosome I.

b - Preuves génétiques de la substitution du chromosome I de *G. anomalum* au chromosome A7 de *G. hirsutum*.

Comme nous venons de le voir, la descendance de la souche M 5463 comportait 8 individus homozygotes pour le caractère de maculature du pétale. Deux d'entre eux (P 49-12 et P 49-16) étaient en outre homozygotes pour le caractère de pigmentation de la fibre ; un autre (P 49-21) avait des fibres blanches ; les cinq derniers étaient hétérozygotes pour le caractère de pigmentation de la fibre. Nous avons alors cherché à déterminer à quel chromosome de *G. hirsutum* s'était substitué le chromosome I de *G. anomalum*.

Les anomalies phénotypiques qui caractérisent ces substitutions sont analogues aux mutants liés au chromosome A7 de *G. hirsutum* R_A , Yg, Lc. Relativement à ce chromosome A7, on dispose de deux lignées : l'une, SM 1, est totalement dominante pour ces trois gènes, l'autre, T 414, est totalement récessive pour les mêmes gènes. En les croisant avec les lignées de substitution, on peut vérifier si les gènes sont allèles et avoir l'espoir de calculer les fréquences de recombinaison entre ces gènes, ceci en effectuant au besoin plusieurs back-cross par la lignée triple récessive.

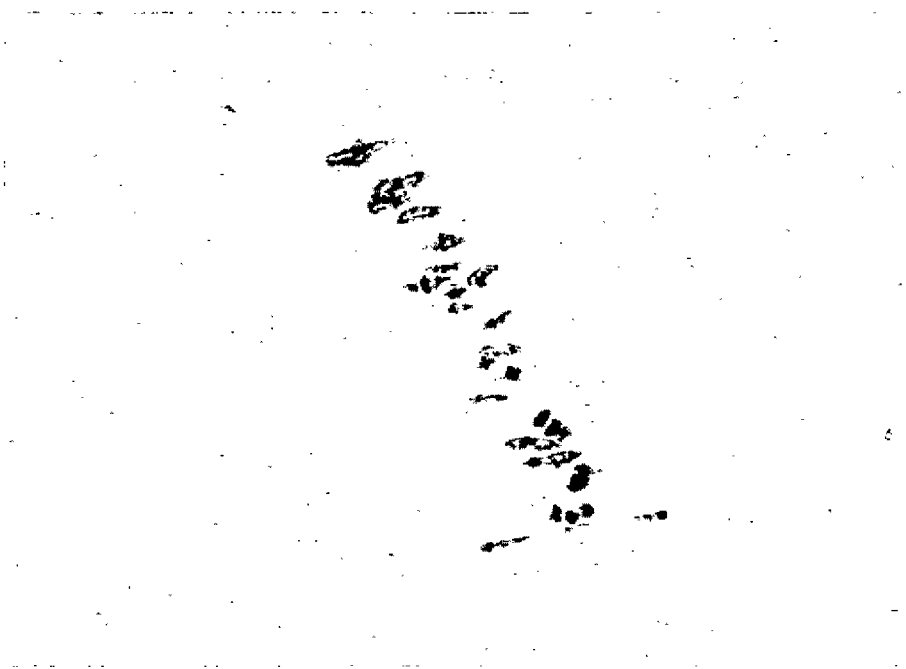


Figure 11. — Métaphase I d'un hybride entre la souche de substitution *P 49-16* et *G. hirsutum*.

Dans un tel système, il est cependant possible que certains caractères s'expriment mal; de telles difficultés ont déjà été signalées précédemment pour les caractères R_c et L_{c1} .

Pratiquement, nous avons utilisé six souches de substitution homozygotes pour le caractère R_A dont cinq ont été croisées par les lignées SM 1 et T 414 et la sixième par T 414. Puis nous avons croisé plusieurs individus de chacune de ces F1 par la lignée triple récessive T 414. Nous avons remarqué quelques anomalies selon le sens dont nous avons effectué ce dernier croisement mais elles n'ont présenté aucune conséquence pour la suite des expériences.

Dans l'ensemble des séries de descendance de back-cross la ségrégation du caractère R_A était monofactorielle: 1993 plants avaient le phénotype R_A et 2083 le phénotype r_A . Mais les descendance des croisements au cours desquels nous avons utilisé les F1 comme mâles ne comportaient que 501 individus de phénotype R_A contre 596 de phénotype r_A .

Chez les descendance de back-cross provenant des croisements par SM 1, la ségrégation de L_{c1} était également monofactorielle (1371 plantes de phénotype L_{c1} sur un effectif total de 2765). Mais le taux de

recombinants $R_A L_{c1}$ et $R_A l_{c1}$ variait de façon significative selon les souches de substitution entrant dans la constitution des F1. Nous avons en effet calculé les taux de recombinaison suivants:

Souche *P 49-16*, $20,0 \pm 1,9$;
 Souche *P 49-21*, $49,1 \pm 2,0$;
 Souche *P 49-42*, $44,1 \pm 2,2$;
 Souche *P 49-19*, $22,7 \pm 1,9$;
 Souche *P 49-29*, $37,8 \pm 2,1$.

Chez les descendance de back-cross provenant des croisements par T 414, nous avons observé une ségrégation bifactorielle pour le caractère Y_g : 331 individus étaient de phénotype y_g sur un effectif total de 1311; la souche *M 5463* était donc homozygote pour le gène Y_g , indépendant de Y_g . L'effectif des recombinants $R_A y_g$ était faible (32 sur un effectif de 1311) et en raison de l'intervention du gène Y_g qui a diminué la précision des estimations, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences significatives entre souches de substitution. En utilisant la méthode du maximum de vraisemblance, nous avons estimé le taux de recombinaison entre R et Y_g à 8,7 % pour l'ensemble de la population. Le tableau 38 donne le détail de ces ségrégations.

Tableau 38. — Confrontation de souches homozygotes pour le caractère R_A avec les souches SM1 et T414

Souches	Croisement par SM1 Disjonction de R_A et Lc_1					Croisement par T414 Disjonction de R_A et Yg				
	++	+-	-+	---	Total	++	+-	-+	---	Total
P 49-12 F_1 ♀						65	3	32	36	136
P 49-16 F_1 ♀	44	173	171	42	430	53	0	31	15	99
P 49-19 F_1 ♀	34	127	129	41	331	143	7	73	59	282
F_1 ♂	20	61	74	20	175					
P 49-21 F_1 ♀	104	89	99	95	387	91	4	48	50	193
F_1 ♂	40	52	56	47	195	53	4	38	38	133
P 49-29 F_1 ♀	55	105	107	73	340	95	5	44	37	181
F_1 ♂	60	103	127	84	379					
P 49-42 F_1 ♀	63	84	89	77	313	139	9	87	52	287
F_1 ♂	40	63	59	53	215					

Nous pouvons déduire de ces observations que le chromosome I de *G. anomalum* s'est substitué au chromosome A7 de *G. hirsutum*. Les deux chromosomes se sont recombines au cours de la méiose de la souche hétérozygote M 5468. L'autofécondation a ensuite permis d'isoler des souches homozygotes pour le caractère R_A mais qui différaient entre elles par la composition de l'extrémité distale du chromosome I. C'est à cette différence de composition que l'on peut attribuer les différences entre les taux de recombinaison du chromosome I plus ou moins remanié et du chromosome A7.

Avant d'en terminer avec cette génération, il faut également noter que nous avons isolé deux individus de phénotype triple récessif $r_2 yg_2 lc_1$ de la descendance du croisement (P 49-16 \times SM1) \times T414. En examinant les méioses de ces plantes, nous avons déterminé qu'elles étaient monosomiques et une série d'épreuves supplémentaires nous a montré que le chromosome sans partenaire était le chromosome A7 de *G. hirsutum* (POISSON, 1968). Cette observation est un indice supplémentaire de la substitution du chromosome I au chromosome A7. L'appariement entre ces deux chromosomes étant assez défectueux, il est tout à fait normal que la souche P 49-16 ait pu donner naissance à des individus aneuploïdes.

A cette génération, nous avons donc identifié des non recombinants de phénotype $R_A Yg_1$ et des recombinants $R_A Yg_1 Lc_1$ et $R_A yg_2 lc_1$. Il devenait alors possible de comparer les taux de crossing-over dans la descendance de ces trois catégories de souches en pratiquant une série de back-cross par les lignées SM1 et T414.

c - Influence sur la recombinaison d'une succession de back-cross utilisant *G. hirsutum* comme parent récurrent.

Les expériences dont nous venons de rendre compte ont montré qu'il existe entre les chromosomes I de

G. anomalum et A7 de *G. hirsutum*, une homologie suffisante pour permettre des recombinaisons dans chacune des deux régions délimitées par les couples de trois gènes $R_A Yg_1 Lc_1$, d'une part, et $R_2 Yg_2 Lc_1$, d'autre part. La recombinaison, dans le système de back-cross que nous avons utilisé, a pour effet de substituer à l'extrémité distale du chromosome I le segment correspondant du chromosome A7. Cette substitution ne modifie évidemment en rien l'homologie dans la région non remaniée mais il est possible qu'elle influe sur les possibilités de crossing-over dans cette région. En d'autres termes, on peut se demander si la région d'homologie et la région de simple homéologie du couple chromosome A7-chromosome I remanié sont susceptibles d'interférer. Le choix de la méthode à adopter pour favoriser le transfert d'un segment limité d'un chromosome à l'autre dépendra de la réponse que nous apporterons à cette question.

Nous avons choisi d'utiliser pour cette étude la souche P 49-16 homozygote pour le groupe de liaison $R_A Yg_1 Lc_1$. Dans la descendance du back-cross (P 49-16 \times SM1) \times T414, nous avons croisé 18 souches par T414. En fin de végétation, nous avons identifié 16 d'entre elles comme étant de type parental $R_A Yg_1 Lc_1$ et les deux autres $R_A Yg_1 Lc_1$ comme résultant d'une recombinaison. Ainsi que nous pourrions nous en rendre compte ultérieurement, cette recombinaison s'était produite dans la région $Yg_1 Lc_1$. Nous avons alors comparé les fréquences des types recombinés $R_A yg_2$ et $r_2 Yg_1$ dans les descendance des 16 souches de type parental, nous avons reconnu 37 individus de type recombiné sur un effectif total de 586, sans qu'il soit possible de mettre en évidence des différences significatives entre les descendance. Un seul type recombiné sur un effectif total de 76 individus, est apparu dans les descendance des deux souches de type recombiné. Considérant ce dernier résultat comme insuffisant, nous avons réalisé un nouveau back-cross par T414 de l'une des souches et deux back-cross consécutifs pour l'autre. Au cours

Tableau 39. — Descendance de P 49-16

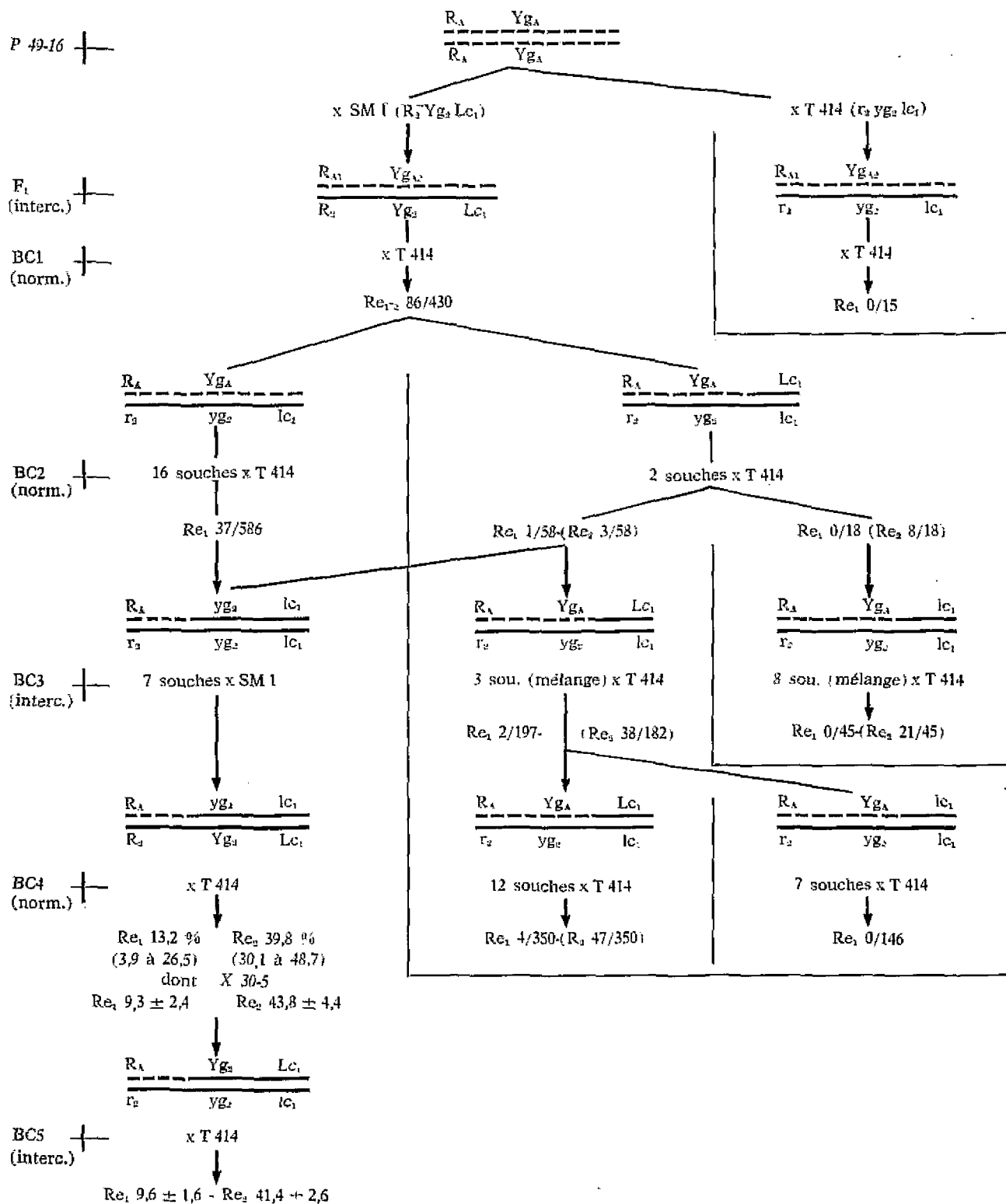


Tableau 40. — *Fréquences des différents phénotypes observés dans les descendance de back-cross des souches Raygla.*

Origines			P 49-16							-19	-29	P 49-42		Total	
Séries			29	30-1	30-2	30-3	30-4	30-5	30-6	30-7	31	32	33-1	33-2	
R ₁	Yg ₂	Lc ₁	34	6	12	13	2	7	8	8	22	3	8	12	135
+	+	—	11	4	1	2	1	1	4	1	2	0	3	0	30
+	—	+	121	21	24	24	38	32	14	33	24	15	32	31	409
+	—	—	133	30	38	38	43	31	29	50	39	13	35	40	519
—	+	+	130	24	41	33	32	31	25	53	30	17	37	30	478
—	+	—	99	18	31	29	33	24	15	40	23	14	28	25	384
—	—	+	4	1	5	1	2	0	1	1	2	0	7	1	25
—	—	—	34	8	6	11	1	4	17	5	12	3	11	10	122
Total			566	112	158	151	152	130	113	191	154	65	149	161	2 102

de ces trois générations, 7 recombinés seulement sur un effectif total de 668 sont apparus, le taux de recombinaison restant apparemment constant d'une génération à la suivante. Nous avons également apprécié les taux de recombinaison de ces deux souches dans la région distale Yg₂ Lc₁. Proche de 50 % dans la descendance de l'une des souches, il oscillait autour de 15 % dans la descendance de la seconde. Les double recombinants étaient indécidables dans la première ; il est clair qu'ils étaient absents dans la seconde. Nous avons groupé dans le tableau 39 le détail de ces ségrégations.

Parmi les souches de phénotype R₁ yg₂ lc₁ identifiées dans les descendance du deuxième croisement de retour par T414, nous en avons croisé huit par le triple dominant SM1. Dans les descendance de chacune d'elles, nous avons choisi les individus de phénotype R₁ et nous avons pratiqué un nouveau back-cross par le triple récessif T414. Nous avons

alors constaté que les huit populations qui résultent de ce quatrième back-cross diffèrent significativement les unes des autres par les fréquences des divers phénotypes obtenus. A ces huit descendance, nous avons adjoint quatre autres provenant, selon le même procédé, des souches P 49-19, P 49-29 et P 49-12. L'ensemble des chiffres obtenus a été regroupé dans le tableau 40.

Nous avons alors calculé les taux de recombinaison entre les trois loci marqués. Les taux de recombinaison entre les marqueurs extrêmes R₁ et Lc₁ ne varient pas de façon significative d'une souche à l'autre. Calculé à l'aide de l'ensemble des données, ce taux atteint $50,00 \pm 1,09$ et il est significativement supérieur à 44,1, taux de recombinaison entre R₁ et Lc₁ chez *G. hirsutum*. Par contre, les taux de recombinaison entre R₁ et Yg₂ varient de façon significative, de 3,9 à 26,5, selon les souches. Il en est de même des taux de recombinaison entre Yg₂ et Lc₁ qui varient

Tableau 41. — *Taux de recombinaison entre les gènes marqueurs des souches recombinées Raygla.*

Souches	R ₁ - Yg ₂	Yg ₂ - Lc ₁	R ₁ - Lc ₁	Coincidence
30-4	3,9 ± 1,6	48,7 ± 4,0	48,7 ± 4,1	0,35
30-7	7,9 ± 1,9	39,3 ± 3,5	45,0 ± 3,6	
32	9,2 ± 3,6	44,6 ± 6,0	53,8 ± 6,0	
30-5	9,3 ± 2,4	43,8 ± 4,4	51,5 ± 4,4	0,43
29	14,7 ± 1,5	41,5 ± 2,0	50,9 ± 2,1	
30-2	15,2 ± 2,9	38,6 ± 3,9	46,2 ± 4,0	
33-2	15,5 ± 2,9	41,6 ± 3,9	55,7 ± 4,0	0,41
30-1	17,0 ± 3,6	39,3 ± 4,6	47,3 ± 4,7	
30-3	17,9 ± 3,1	37,1 ± 3,9	51,0 ± 4,1	
33-1	18,0 ± 3,0	43,5 ± 3,9	49,1 ± 3,9	0,54
31	24,7 ± 3,5	33,1 ± 3,5	52,6 ± 4,0	
30-6	26,5 ± 4,2	30,1 ± 4,3	47,8 ± 4,7	
Total	14,8 ± 0,8	40,3 ± 1,1	50,0 ± 1,1	0,44
<i>G. hirsutum</i>	26,6	35,6	44,1	0,95

de 30,1 à 48,7. Dans les deux cas, les valeurs extrêmes diffèrent significativement des valeurs que l'on peut observer chez *G. hirsutum*. En outre, dans toutes les ségrégations, les fréquences des double crossing-over sont inférieures, bien que chaque fois de façon non significative, aux fréquences théoriques dans l'hypothèse de l'absence d'interférence. Cette différence devient hautement significative si on cumule l'ensemble des données ; le taux de coïncidence est alors de 44 %. Le tableau 41 résume l'ensemble de ces données.

Enfin, nous pouvons mettre en évidence une corrélation négative entre les taux de recombinaison dans la région proximale R_1 Yg_2 et les taux correspondants dans la région distale Yg_2 lc_1 . Le coefficient de corrélation est $r = -0,786$ (seuil de signification à 0,01 : 0,74).

Nous avons alors à nouveau croisé par T 414, triple récessif, six souches recombinantes de phénotype R_1 Yg_2 Lc_1 appartenant à la descendance de la souche X 30-5. La descendance de ce back-cross ayant été cultivée en intercampagne, la croissance des individus à feuillage jaune a été contrecarrée par des conditions climatiques défavorables et nous n'avons tenu compte que de la ségrégation des individus à feuillage vert. Contrairement à ce que nous avons constaté à la génération précédente, les fréquences phénotypiques de ces six descendance n'ont présenté entre elles aucune différence significative. En outre, les taux de recombinaison entre les différents marqueurs, calculés sur l'ensemble homogène des ségrégations sont demeurés identiques aux taux calculés d'après la descendance de la souche X 30-5. Le tableau 42 résume les résultats observés à cette génération.

Tableau 42. — Deuxième back-cross
de la souche X 30-5
Fréquence des catégories phénotypiques
correspondant à Yg_2
Taux de recombinaison comparés

Phénotypes	N° de séries						Total
	1	2	3	4	5	6	
R_1 Lc_1	43	33	31	40	11	22	180
R_1 lc_1	25	39	26	24	11	16	141
r_2 Lc_1	7	4	7	5	2	3	28
r_2 lc_1	1	2	1	1	1	0	6
Total	76	78	65	70	25	41	355

Au cours des premier et deuxième back-cross de la souche X 30-5 par T 414, les chiffres obtenus pour les distances R_1 Yg_2 sont respectivement $9,3 \pm 2,4$ et $9,6 \pm 1,6$;

pour les distances Yg_2 Lc_1 , $43,8 \pm 4,4$ et $41,4 \pm 2,6$;

pour les distances R_1 Lc_1 , $51,5 \pm 4,4$ et $47,6 \pm 2,7$.

d - Interprétation et conclusions.

D'après les expériences que nous venons de décrire, il existe entre les chromosomes I de *G. anomalum* et A7 de *G. hirsutum* suffisamment d'homologie résiduelle pour que ces chromosomes soient susceptibles de se recombiner dans le segment délimité par les loci R_1 et Lc_1 marqués par R_1 et Lc_1 sur le chromosome I de *G. anomalum* et par R_2 et Lc_2 sur le chromosome A7 de *G. hirsutum*.

A l'aide d'une série de back-cross, nous avons cherché à obtenir des précisions quant aux fréquences de recombinaison. Dans tous les cas, l'un des chromosomes est le chromosome A7, l'autre chromosome étant soit le même chromosome A7, soit le chromosome I de *G. anomalum*, soit un chromosome composite résultant d'une recombinaison entre le chromosome I et le chromosome A7.

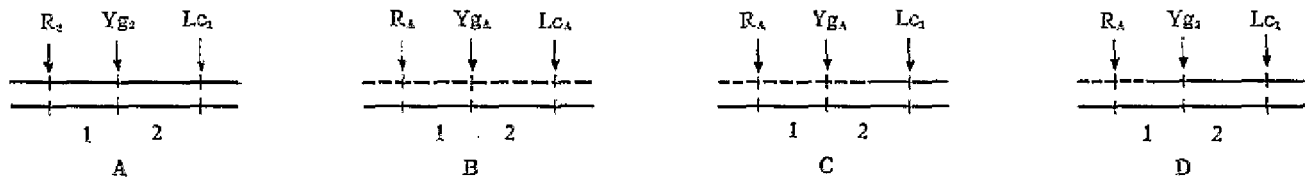
Le locus Yg partage le segment R Lc en deux régions, l'une que nous appellerons la région 1, est limitée par R et Yg , tandis que l'autre, la région 2, est limitée par Yg et Lc . Le chromosome remanié peut donc résulter soit d'une recombinaison dans la région 1, soit d'une recombinaison dans la région 2. Enfin, rappelons que les centromères des chromosomes I et A7 sont à proximité de R et à l'extérieur de la région 1. On se trouve donc dans l'une ou l'autre des quatre situations représentées par le tableau 43 et on peut donc regrouper les faits correspondants à chacun des quatre schémas.

Schéma A. — Les deux chromosomes sont homologues. Les taux de recombinaison entre les trois gènes sont les suivants : région 1, 26,6 % ; région 2, 35,6 % ; entre R_2 et Lc_2 , 44,1 %. Il n'y a pratiquement pas d'interférence entre les régions 1 et 2 : le taux de coïncidence est de 95 %.

Schéma B. — Les deux chromosomes sont différents aussi bien dans la région 1 que dans la région 2. Ils s'apparient difficilement et le taux de crossing-over entre R_1 et Lc_1 , d'après les données du premier back-cross, est de $20,0 \pm 1,9$. D'après les données du deuxième back-cross, le taux de recombinaison dans la région 1 est de $6,3 \pm 1,0$. On peut penser qu'il avoisine 14 % dans la région 2.

Schéma C. — Les deux chromosomes diffèrent dans la région 1 et sont partiellement homologues dans la région 2. Nous ignorons à quelle distance de Yg s'est produite la recombinaison conduisant à un chromosome composite et nous ignorons donc quelle est la longueur des fragments homologues. Nous avons examiné la descendance de deux souches de ce type. Toutes les recombinaisons que nous avons observées dans la descendance de l'une d'elles se sont réalisées dans la région 2, à l'exclusion de la région 1. Le taux de recombinaison dans cette région a été estimé à $47,6 \pm 6,2$. En ce qui concerne la seconde souche, nous avons observé des recombinaisons dans l'une et l'autre des deux régions mais aucun double recombinant. Dans la région 1, les taux de recombinaison

Tableau 43



son ont été estimés à $1,2 \pm 1,2$ et à $15,6 \pm 1,6$ dans la région 2. Le taux de recombinaison entre R₁ et Lc₁ est de $16,8 \pm 1,6$. La première souche résulte probablement d'un remaniement à proximité de Yg₁, tandis que la seconde résulterait d'un échange à proximité de Lc₁. Il faut remarquer que l'appariement, dans le cas de la seconde souche, demeure encore très aléatoire. Ce remaniement suffit cependant à influencer sur le taux de recombinaison dans la région 1.

Schéma D. — Les deux chromosomes sont totalement homologues dans la région 2 et partiellement homologues dans la région 1. Cette situation a été étudiée à l'aide de douze souches différentes. Dans tous les cas, le taux de recombinaison entre R₁ et Lc₁ est de 50 % ; il est donc supérieur au taux de recombinaison entre R₂ et Lc₂ dans la situation A. L'homologie entre les deux chromosomes est donc suffisante pour assurer un appariement régulier suivi d'au moins une recombinaison.

D'après l'examen des descendance du quatrième back-cross, le taux de crossing-over moyen dans la région 1 est de $14,8 \pm 0,8$; il est significativement supérieur à 6,3, taux observé dans la situation B. Il varie de façon significative, selon les souches envisagées, de 3,9 à 26,5. Nous attribuons cette variation à des différences de longueur des segments homologues, selon les souches, dans la région 1 ; les recombinaisons à l'origine de chacune de ces souches ont pu se réaliser à proximité de R₁, d'où le taux de recombinaison de 26,5, ou à proximité de Yg₁, d'où

le taux de 3,9, ou dans des situations intermédiaires.

Le taux moyen de crossing-over dans la région 2, composée de segments *hirsutum* homologues, est de $40,3 \pm 1,1$; il est significativement supérieur à 35,6, taux observé dans la situation A. Il varie de façon significative, selon les souches, de 30,1 à 48,7.

Les variations des taux de crossing-over dans les régions 1 et 2 sont liées par une corrélation négative étroite. Il existe donc un système qui régularise la répartition des crossing-over. L'interférence entre les deux régions étant significativement plus élevée que dans la situation A (taux de coïncidence de 44 % dans la situation D et de 95 % dans la situation A), l'augmentation apparente du taux de recombinaison entre R₁ et Lc₁ est attribuable à la diminution du taux des doubles recombinaisons.

Dans la descendance du cinquième back-cross, les taux de recombinaison dans la région 1 (9,6 %) et dans la région 2 (41,4 %) ne varient pas entre les six souches observées et ne diffèrent pas des taux de recombinaison observés à la génération précédente (9,3 et 43,8). On en déduit qu'aucune de ces souches ne résulte d'une recombinaison dans la zone hétérologue mais que les recombinaisons dont elles résultent se sont réalisées dans la zone d'homologie.

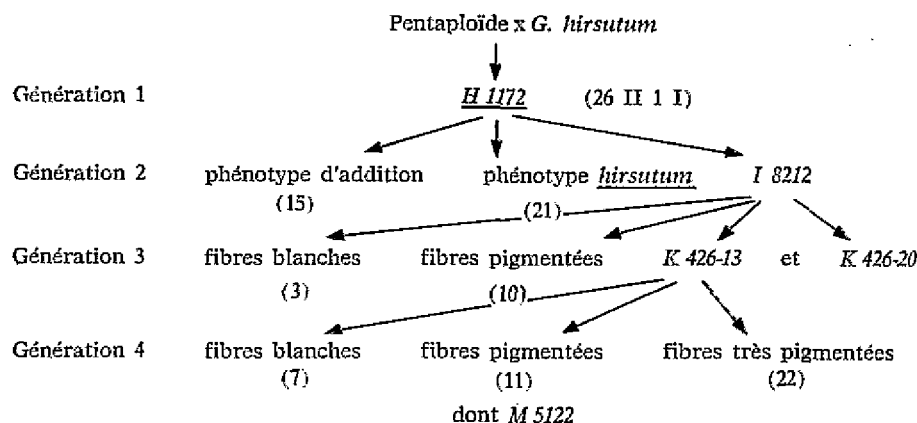
Cette dernière observation est en accord avec les conclusions que nous avons tirées de l'examen de la situation C.

4. — ÉTUDE D'UN TROISIÈME CAS DE SUBSTITUTION DU CHROMOSOME I

Même si l'examen de ce troisième cas de substitution n'apporte aucun élément nouveau, il confirme cependant la localisation du fragment substitué dans le chromosome A7 de *G. hirsutum*. Il apporte par

ailleurs des informations concernant l'expression du gène R à propos duquel nous avons déjà relevé quelques difficultés.

Tableau 44. — Généalogie de la souche M 5122.



D'une manière précise, cela permet de montrer que c'est au fragment délimité par les gènes R_A et L_C de *G. hirsutum* que, dans ce cas encore, s'est substitué le fragment $R_A L_C$ de *G. anomalum*.

a - Identification de la souche de substitution M 5122.

A la suite du croisement du pentaploïde par *G. hirsutum*, l'examen méiotique et l'observation phénotypique avaient permis de constater que la souche H 1172 avait un chromosome I additionnel. Dès la première génération de sa descendance, nous avons remarqué que la souche I 8212 à pétale blanc avait une fibre pigmentée. Cette anomalie n'ayant été reconnue qu'en fin de végétation, nous n'avons pas analysé cette plante. Sa descendance se composait de trois individus à fibres blanches, 10 à fibres pigmentées et 2 à fibres très pigmentées que nous avons autofécondées.

L'une de ces souches, K 426-13, a donné une descendance composée de 7 plantes à fibres blanches, 11 plantes à fibres pigmentées et 22 plantes à fibres très pigmentées. Contrairement à toute attente, cependant, l'une des 11 plantes à fibres pigmentées avait un pétale maculé. L'examen méiotique de cette souche, M 5122, a révélé la présence régulière d'un bivalent droit, le nombre de chromosomes étant de 52.

La descendance de l'autre souche, K 426-20, était tout aussi surprenante; elle comprenait, entre autre, deux individus à fibre pigmentée et pétale maculé dont l'analyse méiotique a montré qu'ils possédaient un chromosome additionnel. Ces deux souches étaient immatriculées M 5140 et M 5145.

Pour tenter de reproduire ces anomalies, nous avons réalisé l'expérience suivante : utilisant la souche M 5145 comme mâle, nous l'avons croisée par la variété Allen de *G. hirsutum*. Nous avons obtenu une descendance composée de 15 individus à phénotype d'addition, 187 individus de type *hirsutum* et un individu à fibres pigmentées et pétale blanc qui a été autofécondé. Nous avons alors observé dans sa descendance 129 plantes de type *hirsutum* et 5 plantes à pétale maculé dont l'examen méiotique a montré qu'elles possédaient un chromosome additionnel. Cette expérience n'éclaircit pas le déterminisme du phénomène observé et ses résultats déconcertants peuvent même faire douter de la perfection avec laquelle ont été réalisées, les autofécondations. Mais si le fait rapporté est réel, il est capital. L'expérience mériterait donc d'être renouvelée dans des conditions très rigoureuses.

b - Isolement des lignées homozygotes et confrontation aux lignées SM 1 et T 414.

Dans la descendance provenant de l'autofécondation de la souche, M 5122, les caractères de maculature du pétale et de pigmentation de la fibre se sont ségrégués. En autofécondant à nouveau, nous avons isolé 7 lignées homozygotes pour le caractère R_A et 14 lignées homozygotes pour le caractère L_{CA} , deux d'entre elles associant les deux caractères à l'état homozygote. Dans les descendance des souches hétérozygotes, nous avons remarqué que la fréquence des individus de phénotype R_A était déficitaire. Par contre, lorsque R_A était homozygote, soit à l'état dominant soit à l'état récessif, la ségrégation du caractère L_{CA} était monofactorielle. Le tableau 45 récapitule les observations réalisées à cette génération.

Tableau 45. — Ségrégations des caractères R_A et Lc_A chez les descendants de la souche M 5122.

	$Lc_A Lc_A$	Lc_A	lc_A	$lc_A lc_A$
$R_A R_A$		145	57	
R_A	191	413	156	307
r_A	81	146	75	126
$r_A r_A$		396	118	

Comme dans le cas étudié précédemment, nous avons alors croisé 3 lignées homozygotes, $R_A Lc_A$, et une lignée homozygote $R_A lc_A$ par les lignées de *G. hirsutum* SM 1 et T 414 et nous avons pratiqué un back-cross en utilisant T 414 comme parent récurrent. L'examen des descendance ainsi obtenues nous a permis de conclure à nouveau que le fragment du chromosome I de *G. anomalum* qui contient le gène R_A s'était substitué au fragment correspondant du chromosome A7 de *G. hirsutum*. Nous avons évalué les taux de recombinaison entre R et Lc chez les descendance obtenues par les back-cross utilisant comme femelles ($P 2-36 \times SM 1$) et ($P 2-43$

$\times SM 1$) et comme mâle T 414, respectivement à $35,6 \% \pm 2,5 \%$ et $47,4 \% \pm 2,2 \%$. La faiblesse des effectifs et l'intervention du gène Yg_A ne nous ont pas permis d'évaluer les taux de recombinaison entre R_A et yg_A . Il est seulement possible de dire que, dans les deux cas, ces taux sont faibles. La descendance de la souche $P 2-36$ ne comporte aucun recombinant $R_A yg$. Comme dans le cas étudié précédemment, nous avons constaté un déficit des individus de phénotype R_A lorsque nous avons utilisé comme mâle, pour effectuer les back-cross, les F1 provenant du croisement de $P 2-43$ par SM 1 ou T 414. Ce déficit est probablement attribuable à la compétition entre les gamètes de génotypes différents, ce qui explique en partie les déviations constatées.

Le détail des ségrégations observées est regroupé dans le tableau 46.

Enfin, en utilisant la variété « Allen » comme parent récurrent à la suite du croisement de la souche $P 2-43$ par SM 1, nous avons pu observer la ségrégation du caractère de pigmentation de la fibre de *G. anomalum*, Lc_A . L'intensité de la coloration était en effet suffisante pour éviter toute ambiguïté. Nous avons alors constaté que Lc_A et Lc_a se comportent comme allèles.

Tableau 46. — Confrontation des souches homozygotes pour le caractère R_A avec les souches SM 1 et T 414.

Souches		Croisement par SM 1					Croisement par T 414				
		Rétrocroisement par T 414					Rétrocroisement par T 414				
		Ségrégation R_A Lc ₁					Ségrégation R_A yg				
		++	+-	-+	---	Total	++	+-	-+	---	Total
P 2-35	$F_1 \varnothing$	6	21	10	12	49	23	—	10	8	41
P 2-36	$F_1 \varnothing$	60	109	122	73	364	47	—	31	28	106
	$F_1 \delta$	81	162	167	104	514					
P 2-43	$F_1 \varnothing$	64	78	82	65	289	25	1	18	12	56
							26	—	8	11	45
		Rétrocroisement par Allen					Rétrocroisement par Allen				
		Ségrégation R_A Lc ₁					Ségrégation R_A				
		++	+-	-+	---	Total	+	—			Total
P 2-36	$F_1 \varnothing$						95	107			206
	$F_1 \delta$						79	72			151
P 2-43	$F_1 \varnothing$	56	57	46	52	211	109	114			223
	$F_1 \delta$	57	64	83	82	286	72	127			199
		Ségrégation R_A					Ségrégation R_A				
		$F_1 \varnothing$					$F_1 \delta$				
		+	—				+	—			
P 2-36	311	361				322	343			
P 2-43	390	389				219	311			

5. — CONCLUSIONS

Nous avons vu au cours de ce chapitre que, dans la descendance d'individus porteurs d'un chromosome additionnel, apparaissent spontanément de rares plants qui, bien que ne possédant plus que 52 chromosomes, conservent encore des caractères de *G. anomalum*. Leur identification, assez problématique, est basée d'une part sur les différences qui existent entre leur phénotype et celui des plantes qui portent un chromosome additionnel et, d'autre part, sur l'examen de leur descendance. Contrairement aux individus porteurs d'une addition disomique, ceux-ci sont d'une fertilité à peu près normale. En outre, à quelques accidents près, tel que le défaut accidentel d'appariement de deux chromosomes, on peut considérer leur méiose comme régulière.

Une telle situation peut résulter d'une translocation réciproque ou non, l'appariement de la paire concernée étant assurée par le bras non remanié. Elle peut également être due à l'expulsion d'un chromosome de *G. hirsutum* et à son remplacement par un chromosome de *G. anomalum* mais, s'il n'existe aucune relation entre ces deux chromosomes, la méiose comportera deux univalents. Dans l'hypothèse où l'élément expulsé et celui qui le remplace sont homéologues, il s'agit d'une substitution résultant soit d'un crossing-over entre régions homéologues, soit du remplacement d'un chromosome par un chromosome homéologue. Mais cette hypothèse ne peut être réellement vérifiée que si l'on dispose de caractères marqueurs; la situation la plus favorable pour cela

était celle de la substitution du chromosome I de *G. anomalum*.

A l'aide de caractères marqueurs, nous avons effectivement montré que, dans les trois cas, c'est au chromosome A7 de *G. hirsutum* que s'est substitué le chromosome I et que ces deux chromosomes peuvent se recombinaison. L'utilisation simultanée de marqueurs génétiques et cytologiques dans la descendance de la souche M 5278 nous a donné une idée de la façon dont peuvent s'intégrer au génome de *G. hirsutum* des fragments de chromosome I. Cette substitution était particulièrement favorisée par la disparition d'un bras d'un chromosome A7, ce qui avait pour effet de libérer le bras correspondant de l'autre chromosome de la paire. Grâce à l'échange de fragments chromosomiques, la méiose s'est régularisée et le chromosome I remanié s'est régulièrement apparié au chromosome A7.

Cette situation se révèle particulièrement intéressante car elle permet d'aborder l'étude de structures composites. Le chromosome I et le chromosome A7 portent tous deux trois loci qui se correspondent deux à deux et qui délimitent deux régions sur la paire de chromosomes composite. On peut évaluer les fréquences de recombinaison totale et dans chacune des deux régions dans la situation où les deux chromosomes ou bien sont totalement homéologues, ou bien diffèrent sur toute la longueur du segment délimité par les deux gènes extrêmes, ou bien sont partiellement homéologues dans l'une ou l'autre région. Ces situations et les résultats qui leur correspondent sont schématisées dans le tableau 47.

Tableau 47. — Recombinaison dans la région R Lc entre segments chromosomiques homéologues et hétérologues.

R	Yg	Lc	R Yg	Yg Lc	R Lc	Coïncidence
			26,5	35,6	44,1	95 %
			6,3 ± 1,0	(13,7)	20,0 ± 1,9	
			0	47,6 ± 6,2	47,6 ± 6,2	
			1,2 ± 1,2	15,6 ± 1,6	16,8 ± 1,6	
			14,8 ± 0,8 (3,9 à 26,5)	40,3 ± 1,1 (48,7 à 30,1)	50,0 ± 1,1	44 %

La fréquence de recombinaison dans chacune des deux régions est évidemment faible lorsque les deux bras de chromosomes sont totalement hétérologues.

L'appariement, ainsi qu'on a pu le constater à l'examen de descendance des souches M 5278 et M 5468 est lui-même faible. Lorsque, par suite d'une recom-

binaison dans la zone R Lc, une zone d'homologie apparaît, à condition que cette zone soit de taille suffisante, le taux de crossing-over entre les deux loci extrêmes tend à atteindre la valeur qu'il a dans le cas où les deux chromosomes sont homologues. Les deux chromosomes s'apparient ainsi de façon régulière. Cependant, la répartition des crossing-over dans la région R Lc subit elle-même des variations. Les crossing-over sont en effet plus fréquents dans la région d'homologie qu'ils ne le sont dans le cas où les deux chromosomes sont totalement homo-

logues, mais également moins fréquents dans la région de simple homéologie qu'ils ne le sont dans le cas où les deux chromosomes sont totalement hétérologues. Tout se passe donc comme si les crossing-over se réalisaient dans la région d'homéologie aux dépens de la région d'hétérologie, ce qui tend à accroître la liaison dans la région d'hétérologie.

Ces éléments nous permettront de discuter, au cours du chapitre suivant, les modalités de l'intégration d'un fragment de chromosome étranger.

CHAPITRE VI

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

1 - La résolution des problèmes d'amélioration des plantes peut faire appel à l'hybridation à différents niveaux.

La méthode d'amélioration des plantes la plus accessible fait appel à l'hybridation intra-spécifique. Mais il apparaît que, chez plusieurs espèces cultivées, la courbe des progrès obtenus en utilisant ce procédé devient asymptotique. En outre, il serait souvent souhaitable de conférer à certaines espèces des caractères qui ne sont présents que chez des espèces voisines. Enfin, il devient parfois nécessaire de chercher à atteindre des qualités supérieures à celles que l'on peut espérer de l'hybridation intraspécifique.

Parmi les procédés susceptibles d'être utilisés pour parvenir à accroître la variabilité, l'hybridation interspécifique est probablement le moins aléatoire. Elle peut se pratiquer entre espèces telles que la méiose de leur hybride est régulière et peut autoriser le transfert, sans difficultés excessives, d'une espèce à l'autre, de fragments de chromosome. On peut également tenter d'utiliser des espèces plus éloignées qui peuvent différer par leurs nombres chromosomiques et par la structure de leurs chromosomes. La variabilité potentielle d'un tel croisement devient alors beaucoup plus importante mais il est à craindre qu'il ne devienne difficile de l'exploiter.

2 - On peut attendre de l'hybridation interspécifique le transfert d'une espèce à l'autre de caractères connus. On peut en attendre également une variation plus importante. Mais il existe des mécanismes d'isolement entre espèces.

Le choix de espèces à croiser, comme celui des variétés dans le cas d'hybridation intraspécifique, a été dirigé en premier lieu par le souci de transférer de l'une à l'autre des caractères connus, ou d'associer dans une même lignée des caractères propres à chacune d'elles. Toutefois, le déterminisme génétique de

tels caractères est souvent aussi mal connu que celui des modalités d'expression des gènes transférés dans un nouvel environnement génétique. GERSTEL et MANN ont exprimé des idées semblables en 1965.

La plupart des succès dans ce domaine est liée au fait que le déterminisme génétique de certains de ces caractères paraît monofactoriel ou que plusieurs des gènes qui les déterminent sont localisés sur de courts segments de chromosome. Le transfert de caractères entre espèces du genre *Lycopersicum* offre de bons exemples à cet égard, tels que celui de la résistance au fusarium (PORTE et WELLMAN, 1941) ou de la résistance aux nématodes (GILBERT et Mc GUIRE, 1955). On pourrait en citer d'autres chez le tabac, le haricot, et d'autres espèces cultivées. Chez le coton, KNIGHT a transféré la résistance à la bactériose (1946) et aux jassides (1955) de *G. arboreum* à *G. barbadense*. En pareils cas, tout se passe comme si ces transferts résultent de la substitution d'allèles entre loci homologues d'espèces différentes sans aucune autre modification. Par contre, dans le cas étudié par SEARS (1956), il s'agit de la translocation d'un court fragment de chromosome d'*A. umbellulata* à *T. aestivum*, lui conférant ainsi la résistance à la rouille et non plus d'un transfert de gènes à la faveur d'une homologie résiduelle.

La variation que l'on peut attendre de tels croisements ne se limite cependant pas au réassortiment de caractères déjà visibles chez les parents. Il est apparu, par exemple, dans la descendance d'un hybride associant *G. hirsutum* à *G. arboreum* et *G. raimondii* (KAMMACHER, 1965) des lignées dont les fibres représentent 50 % de la masse de coton-graine. Or, un tel rendement ne se retrouve ni chez *G. hirsutum* ni chez *G. arboreum* utilisés dans le croisement, ni à plus forte raison chez *G. raimondii* qui, lui, n'a pratiquement pas de fibres. Une telle caractéristique était évidemment imprévisible. Ce simple exemple montre que les phénotypes que l'on peut rencontrer dans la descendance d'hybrides interspécifiques peuvent être très divers et ce d'autant plus que les espèces intervenant dans ces croisements seront éloignées.

Par définition, les espèces croisées sont séparées par des barrières plus ou moins perméables qui s'opposent à la libre circulation des gènes dans la population hybride; STEBBINS a fait, en 1966, une liste détaillée de tels mécanismes d'isolement. Il peut s'agir en fait de difficultés de croisements, de nombres chromosomiques, de stérilité partielle ou totale des hybrides et de possibilités de recombinaison inter et intrachromosomiques. Dès que le croisement est possible, on peut lever habituellement les autres barrières, en particulier grâce au fait que le back-cross est fréquemment possible au moins dans un sens. La variabilité potentielle du croisement impliqué s'exprimera d'une manière partielle entre individus qui ne possèdent qu'une fraction limitée du patrimoine héréditaire du parent non récurrent. Le plus souvent, les lignées qu'on obtient de cette manière présentent des avantages et des inconvénients. Mais elles ne représentent qu'une partie de la variabilité potentielle.

On peut tenter d'assortir à nouveau des caractères séparés dans des lignées différentes. Toutefois il devient alors nécessaire de choisir entre une hybridation livrée au hasard et une série systématique de croisements dirigés. Dans cette dernière option en core il est nécessaire d'adopter des critères de valeur soit avant cette série des croisements, soit après. Il faut également remarquer que de tels croisements risquent de faire resurgir des barrières d'isolement.

3 - La variabilité de *G. hirsutum*, d'origine américaine, doit être augmentée pour permettre son adaptation à des conditions de culture rentable en Afrique.

Ainsi que nous y avons fait allusion au cours de l'introduction, les conditions écologiques et culturelles des zones cotonnières africaines diffèrent de celles qui existent en Amérique. En outre, les exigences de l'industrie nécessitent la recherche constante de formes qui leur sont adaptées. Ainsi que l'a suggéré RICHMOND (1951), le croisement de *G. hirsutum* par des espèces sauvages adaptées aux climats arides peut permettre de résoudre une partie de ces problèmes. Conférer à *G. hirsutum* certains des mécanismes enzymatiques qui autorisent la résistance à la sécheresse de certaines espèces sauvages (DI SILVA, 1969) constituerait par exemple une amélioration hautement appréciable. La plupart de ces espèces n'ayant pas de fibres, le résultat de ces croisements est évidemment imprévisible en ce qui concerne les qualités de la fibre et seuls les résultats obtenus permettront de déterminer le type de géniteur à utiliser.

C'est en tenant compte de tous ces aspects du problème que KAMMACHER (1957) a défini un programme de recherches qu'il a immédiatement entrepris de réaliser. Les expériences décrites ici correspondent à un aspect de ce programme.

4 - On a d'abord entrepris d'exploiter les croisements de *G. hirsutum* (génome AD) par des espèces du même génome (*G. barbadense*) ou de génomes diploïdes A et D.

Plusieurs tentatives ont été réalisées dans ce sens à différentes reprises. Un exemple est constitué par l'obtention de la variété Sealand qui se traduit par le transfert de la tenacité et de la longueur de fibres de *G. barbadense* à *G. hirsutum*. KAMMACHER (1965) a repris l'ensemble de ces études en utilisant comme géniteurs en croisement avec *G. hirsutum* soit *G. barbadense* (génome AD), soit *G. arboreum* (génome A) en association avec *G. thurberi* ou *G. raimondii* (génome D). L'utilisation de caractères marqueurs (L; R₁; R₂; Y) lui a permis de confirmer l'existence de loci homologues entre les espèces mais l'existence de barrières spécifiques provoque, outre un certain taux de stérilité ou même d'invivabilité, des anomalies de ségrégations. Après restauration de la fertilité par une série de back-cross, il a pu cependant isoler des lignées très diverses dont il n'a retenu que celles qui peuvent présenter un intérêt comme la lignée 444-2 par exemple. La variabilité potentielle de ces hybrides s'est donc exprimée en partie sous forme de phénotypes très divers dont il n'a considéré qu'une partie seulement comme utilisable. Ces lignées ont été recroisées entre elles pour associer un certain nombre de caractères économiques et c'est la descendance de ces croisements qui fait actuellement l'objet du travail de sélection pratiqué à la Station I.R.C.T. de BOKARÉ.

5 - On pouvait ensuite tenter d'utiliser *G. anomalum*, espèce diploïde ($n = 13$) dont les chromosomes ont peu d'affinité pour ceux de *G. hirsutum*.

Si les croisements entre *G. hirsutum* et les espèces qui en sont proches donnent lieu à l'apparition de phénotypes aussi divers et imprévisibles, on pourrait escompter une diversité encore plus grande lorsqu'on croise cette espèce avec des espèces plus éloignées portant des génomes différents.

Parmi les espèces de *Gossypium* qui n'appartiennent pas aux génomes A et D, *G. anomalum* est la seule qui soit spontanée en Afrique et il serait souhaitable de transférer à *G. hirsutum* une partie de ses capacités de résistance à la sécheresse. Mais en raison de sa très faible variabilité, sa génétique est très peu connue (SILOW, 1941) et son influence possible sur les caractères technologiques est bien entendue imprévisible.

Les chromosomes de *G. anomalum*, ainsi que nous l'avons vu dans la deuxième partie du chapitre II,

s'appartient à ceux de *G. herbaceum* (génome A) avec une fréquence élevée, et à ceux de *G. hirsutum*, dans le triploïde $(AD)_1B_1$, avec une fréquence qui est loin d'être négligeable. DEODIKAR (1949-1950), se basant sur ce fait, a estimé qu'il est possible d'obtenir ainsi non seulement des additions de chromosomes de *G. anomalum* au génome de *G. hirsutum* mais encore des substitutions, soit de chromosomes entiers, soit de fragments de chromosomes.

Ainsi que nous l'avons montré dans le chapitre II, on peut associer les génomes de *G. hirsutum* et de *G. anomalum*, soit en les juxtaposant dans un hexaploïde $(AD)_2B_1/(AD)_1B_2$, soit en les combinant avec un troisième génome, qui dans le cas présent était A, dans un tétraploïde $(AD)_1/A_2B_1$. Mais ces associations sont à peu près stériles et, dans ces structures, les chromosomes de *G. anomalum* s'appartiennent très peu avec ceux de *G. hirsutum*. Il s'agissait alors de déterminer sous quelle forme et de quelle façon obtenir l'introgession de fragments du génome de *G. anomalum* dans le contexte génétique de *G. hirsutum*.

6 - L'addition de chromosomes de *G. anomalum* à *G. hirsutum* est-elle possible ?

Dans la première partie du chapitre III, nous avons montré que le back-cross du pentaploïde $(AD)_1B_1/(AD)_1B_2$ par *G. hirsutum* donne une grande diversité de phénotypes dont certains ont une fertilité normale. Cette diversité est due à l'addition, au génome de *G. hirsutum*, de combinaisons très variées de chromosomes de *G. anomalum*. Mais, pour en tirer parti, il était nécessaire d'essayer de stabiliser ces additions sous forme disomique. Or, nous avons vu (chap. III - 3^e partie) que les tentatives d'isolement des lignées d'addition disomique se heurtent non seulement au défaut de stabilité lié au comportement de la paire de chromosomes additionnelle, mais surtout à une baisse de fertilité dont l'importance varie avec la nature du chromosome qui entre dans la constitution de cette paire. Pourtant, les additions double monosomiques et parfois triple ou quadruple, que nous avons observées n'entraînent que des effets beaucoup plus discrets : les actions individuelles de chaque chromosome paraissent simplement s'additionner. Toutefois, nous n'avons bien entendu observé que quelques-unes parmi toutes les associations possibles et il n'est pas exclu que certaines d'entre elles soient inviablées. Les lignées de substitution de ces mêmes chromosomes, comme nous l'avons montré dans la première partie du chapitre V, sont considérablement plus fertiles que les lignées d'addition correspondantes. Il semble donc qu'un état de faiblesse soit lié à l'addition disomique. L'hypothèse la plus simple est qu'il s'agit d'un dosage de gènes analogues à celui qu'ont étudié BLAKESLEE et ses collaborateurs chez le *Datura* (1959). Il ne s'agit pas là d'une situation isolée ; c'est ainsi que les inconvénients qu'en-

traînent l'adjonction au blé de paires de chromosomes d'espèces telles que *Secale cereale*, *Agropyrum elongatum*, *Haynaldia villosa* (RILEY et KIMBER, 1966) ou *Agropyrum intermedium* (CAUDERON, 1966) empêchent jusqu'à présent toute utilisation pratique malgré les avantages que les lignées d'addition peuvent présenter par ailleurs. Quel que soit donc l'avantage de cette situation, il est impossible de l'utiliser et on ne peut se borner actuellement qu'à constater les faits.

Il n'est peut-être pas impossible que si on maintient, pendant une suite de générations, l'état d'addition disomique, ce système puisse aboutir à des mutations des mécanismes régulateurs d'activité génique (GERSTEL et MANN, 1965). C'est la raison pour laquelle nous avons étudié, dans la troisième partie du chapitre III, plusieurs générations successives de la lignée d'addition disomique du chromosome VI. Mais le seul phénomène qu'on ait pu mettre réellement en évidence grâce à l'apparition de hors-types est celui de la substitution de chromosomes d'une espèce à l'autre.

Malgré ces restrictions, l'addition de chromosomes conserve un grand intérêt. Elle permet de localiser certains gènes dominants ou épistatiques qu'il serait souhaitable de transférer à *G. hirsutum* et c'est l'un des seuls moyens qui permette de se faire une idée de la composition des groupes de liaison de *G. anomalum*. Nous avons pu ainsi constater (chapitre III, 2^e partie) les similitudes qui existent entre le chromosome I de *G. anomalum* et le chromosome A7 de *G. hirsutum* ainsi qu'entre le chromosome V et le chromosome A6. Ce nouveau contexte nous permet donc de nous rendre compte de la correspondance qui existe entre certains chromosomes.

7 - Des anomalies méiotiques permettent de passer de l'addition à la substitution.

A la fin de la deuxième partie du chapitre III, nous avons décrit des anomalies qui ne se comprennent réellement que si le chromosome additionnel est homologue d'une paire de chromosomes de *G. hirsutum*. Grâce aux anomalies méiotiques, nous sommes parvenu à isoler des lignées qui, bien que conservant des caractères que nous avons relevés chez les lignées d'addition, n'ont cependant que 52 chromosomes ; ces lignées ont été décrites dans la première partie du chapitre V. Ce n'est que sous toutes réserves que nous les avons qualifiées « lignées de substitution » : elles pouvaient en effet résulter de translocations ou de substitution à un chromosome quelconque de *G. hirsutum*. Mais les expériences dont nous avons rendu compte dans le chapitre V montrent que, dans les trois lignées de substitution du chromosome I que nous avons isolées, c'est au chromosome A7 de *G. hirsutum* que s'est substitué le chromosome I de *G. anomalum*.

Nous avons réalisé des expériences équivalentes pour quelques autres lignées de substitution, mais le défaut de caractères marqueurs rend les résultats plus imprécis. Nous avons montré cependant, dans la dernière partie du chapitre IV et la première partie du chapitre V, que les modifications phénotypiques des lignées de substitution du chromosome VI sont très semblables à celles que l'on observe chez les lignées d'addition correspondantes; ceci permet de penser qu'une grande partie de ce chromosome a été substituée, sinon la totalité. Par ailleurs, les anomalies méiotiques que nous avons remarquées chez les individus porteurs à la fois d'une substitution partielle et d'une addition du chromosome V (chapitre V, 1^{re} partie) montrent qu'une fraction importante du chromosome a été substituée. Dans les deux cas que nous venons de citer, on peut comparer la fertilité des lignées de substitution et d'addition disomique correspondante. Les premières, malgré les inconvénients qu'elles présentent, sont d'une fertilité comparable à celle de *G. hirsutum* (chapitre V, 1^{re} partie), alors que les secondes sont très peu fertiles (tableau 13). Si ces chromosomes avaient remplacé un fragment quelconque du génome de *G. hirsutum*, les lignées ainsi obtenues auraient été à la fois nullisomiques ou affligées d'une délétion importante et d'addition disomique. Or, il n'a jamais été possible d'isoler les nullisomiques correspondant aux huit monosomiques que l'on a identifiés jusqu'à présent chez *G. hirsutum*; les gamètes de *G. hirsutum*, et en particulier les gamètes mâles, sont en effet très sensibles à toute modification du nombre chromosomique et en particulier aux délétions. Il semble donc bien que l'isolement de ces lignées soit la conséquence d'homologies résiduelles entre les chromosomes de ces espèces. Entre autres, l'accumulation de ces faits montre que les chromosomes de *G. anomalum* sont équivalents aux chromosomes A de *G. hirsutum*. Le mécanisme de ces transferts est ainsi identique à celui qu'avait décelé Moav (1958) dans la descendance de l'hybride *Nicotiana tabacum* × *Nicotiana glauca*.

La fertilité de ces lignées de substitution montre en outre que, malgré la différenciation qui freine leur appariement, les chromosomes de *G. hirsutum* et de *G. anomalum* conservent cependant de nombreuses similitudes.

3 - Dans la descendance du tétraploïde (AD)₂/A.B₁, associant les génomes de *G. hirsutum*, *G. herbaceum* et *G. anomalum*, des chromosomes de *G. anomalum* peuvent se substituer directement à ceux de *G. hirsutum*.

Ainsi que nous l'avons montré au chapitre IV, la méiose du tétraploïde synthétique *G. herbaceum* - *G. anomalum* - *G. hirsutum* est extrêmement irrégulière en raison du défaut d'appariement des chromosomes des génomes B et D. Cependant, trois croisements successifs par *G. hirsutum* ont rétabli la fertilité et rétabli à peu près complètement la régularité de la méiose. La ségrégation au hasard de chromosomes des génomes B et D donne théoriquement naissance à une population de gamètes très variés quant aux nombres chromosomiques et aux proportions relatives des chromosomes de ces deux génomes. L'expérience montre cependant que, non seulement les seuls gamètes fonctionnels ont des nombres chromosomiques très voisins de 26, mais encore qu'aucune sélection ne joue, au niveau des gamètes femelles, à l'encontre des chromosomes de *G. anomalum* et en faveur des chromosomes du génome D.

La diversité des phénotypes est ainsi due à la recombinaison entre chromosomes de génome A, à quelques appariements accidentels de chromosomes des génomes A et B et à la substitution de chromosomes du génome B à des chromosomes du génome D.

Si nous nous référons aux expériences de substitution aux chromosomes du blé de chromosomes d'espèces ou de genres voisins (SEARS, 1969), nous sommes conduits à admettre que les similitudes qui existent entre les chromosomes de *G. anomalum* et de *G. hirsutum* concernent non seulement le génome A mais également le génome D.

9 - De tels résultats permettent de comparer l'hybridation entre espèces voisines avec l'hybridation entre espèces éloignées.

Dans le cas de croisements faisant intervenir *G. hirsutum* et les espèces des génomes A ou D, peu d'obstacles s'opposent à la recombinaison et il en résulte une répartition aléatoire dans tout le génome de *G. hirsutum* des segments chromosomiques étrangers. Par contre, dans les descendance des croisements de *G. hirsutum* par *G. anomalum*, seul ou en association avec une autre espèce, les lignées de substitution que nous avons obtenues correspondent à des segments importants localisés sur un seul chromosome.

Les résultats de ces croisements sont donc comparables mais ils diffèrent par la répartition, chez *G. hirsutum*, du matériel génétique provenant des espèces sauvages. L'existence de telles substitutions de segments chromosomiques d'origine *anomalum* nous place alors dans une situation qui nous permet, dans les cas favorables, de comparer la recombinaison entre paires de chromosomes totalement ou partiellement homologues.

10 - La recombinaison entre paires de chromosomes totalement ou partiellement homologues.

Dans la première partie du chapitre V, le tableau 25 nous a montré que toutes les lignées de substitution que nous sommes parvenu à isoler sont affligées de certains défauts. Chacune d'elles provient de la substitution d'un segment de chromosome suffisamment important pour provoquer des modifications caractéristiques du phénotype de *G. hirsutum* et il serait impensable que ces segments puissent compenser très exactement ceux auxquels ils se sont substitués. Les fractionner pour n'en conserver que la partie qui intéresse le sélectionneur devient alors le problème essentiel. Dans le cadre de l'espèce, c'est en pratiquant une série de back-cross que l'on parvient à ce résultat. Mais on peut se demander quelle est l'efficacité de ce procédé dans le cas qui nous intéresse. Pour le savoir, il est nécessaire de disposer de caractères marqueurs sur le segment de chromosome substitué et sur son homologue de l'espèce réceptrice. C'est la raison pour laquelle nous avons examiné en détails, au cours de la troisième partie du chapitre V, la recombinaison entre un bras du chromosome I de *G. anomalum* et le bras correspondant du chromosome A7 de *G. hirsutum*, dans les quatre situations schématisées par le tableau 47 que nous reproduisons ci-dessous.

Retenons tout d'abord qu'il existe plusieurs régions, dans le segment défini par les loci R et Lc, où l'homologie résiduelle entre ces bras de chromosomes permet la recombinaison.

Lorsque les deux segments en présence sont intacts (situation B, page 58), la fréquence des recombinaisons est bien inférieure à la fréquence des recombi-

naisons dans cette région, chez *G. hirsutum* (situation A). Il n'y a là rien de très surprenant et la différenciation entre les deux espèces en est probablement en partie responsable. Même lorsque les segments transférés à *G. hirsutum* proviennent d'espèces des génomes A et D, la liaison entre les gènes transférés en bloc est plus forte que chez le parent d'origine (RHYNE, 1958; PHILLIPS, 1961; STEPHENS, 1961; GILES, 1961).

Une recombinaison entre R et Lc juxtapose, dans ce segment, un fragment du chromosome d'origine *hirsutum* et un autre d'origine *anomalum*. Dans cette région, on peut alors distinguer deux zones (situations C et D) dans lesquelles sont en présence, dans l'une, deux fragments *hirsutum* homologues et dans l'autre, deux fragments hétérologues d'origine respectivement *hirsutum* et *anomalum*. Dans la situation D, la fréquence des recombinaisons dans la zone d'homologie devient alors supérieure à la fréquence des recombinaisons que l'on observe, dans la zone correspondante, lorsque les chromosomes sont totalement homologues (situation A). La rareté des recombinaisons dans la zone hétérologue est ainsi plus ou moins compensée par l'augmentation du taux de recombinaisons dans la zone homologue. RHYNE (1960) a fait une observation similaire en étudiant les conséquences du transfert du groupe de liaison *crai yrai Ygrai dwrai* de *G. raimondii* (génome D) à *G. hirsutum*.

Mais on constate également, dans la situation C en particulier, que la fréquence des recombinaisons dans la zone hétérologue devient inférieure à celle que l'on observe dans la zone correspondante lorsque les deux chromosomes sont totalement hétérologues (situation B). Le remplacement d'une partie du segment *anomalum* par une partie *hirsutum* conduit ainsi à des recombinaisons préférentielles entre les segments homologues *hirsutum* et à un accroissement de la

Tableau 47. — Recombinaison dans la région R Lc entre segments chromosomiques homologues et hétérologues.

R	Yg	Lc	R Yg	Yg Lc	R Lc	Coincidence
			26,5	35,6	44,1	95 %
			6,3 ± 1,0	(13,7)	20,0 ± 1,9	
			0	47,6 ± 6,2	47,6 ± 6,2	
			1,2 ± 1,2	15,6 ± 1,6	16,8 ± 1,6	
			14,8 ± 0,8 (3,9 à 26,5)	40,3 ± 1,1 (48,7 à 30,1)	50,0 ± 1,1	44 %

liaison dans le segment *anomalum* résiduel. Dans ce cas, le procédé qui consiste à pratiquer une série de back-cross pour dissocier le groupe de liaison R Yg semble ainsi perdre de son efficacité. C'est une conclusion semblable qu'il convient de tirer des travaux de SAUNDERS (1963) et RICK (1969). L'un en utilisant le croisement de *G. hirsutum* par *G. tomentosum* (génome AD) et l'autre en analysant le croisement de *Lycopersicon esculentum* par *Solanum lycopersicon*, ont transféré un fragment de chromosome d'une espèce pendant plusieurs générations successives de back-cross utilisant l'autre espèce comme parent récurrent. Ils ont alors constaté une diminution rapide du taux de recombinaison entre les fragments transférés et les fragments correspondants de l'espèce réceptrice en fonction du nombre de croisements de retour.

Si l'on peut attribuer à la « différenciation structurale cryptique » (STEBBINS, 1950) la liaison étroite entre gènes transférés d'une espèce à l'autre, c'est à une autre cause qu'il faut attribuer les modifications des fréquences de crossing-over que nous avons observées.

Il existe de nombreux exemples qui montrent que la recombinaison est contrôlée soit au niveau du génome entier (RILEY et LAW, 1965), soit au niveau de certaines parties du génome (SIMCHEN, 1968; ALLARD, 1963; JONES, 1967). SIMCHEN et STAMBERG (1969) font une distinction entre l'ensemble des mécanismes qui régissent les différentes étapes de la recombinaison et les éléments qui contrôlent les fréquences de recombinaison dans une région donnée. On peut concevoir que, dans le cas présent, ces deux mécanismes interviennent, l'un pour régulariser la fréquence des recombinaisons sur le bras de chromosome, et l'autre qui régularise la distribution des crossing-over.

D'autres données concernant l'appariement meiotique relèvent d'une autre série d'observations mais complètent les premières. D'après MOSES (1968), la méiose comporte en effet un stade de reconnaissance des chromosomes qui permet l'appariement des éléments homologues, un stade d'élaboration du complexe synaptonémal et un stade de recombinaison accompagné de la formation des chiasmata. Le stade de reconnaissance (FELDMANN, 1966; JOHNSON et KIMBER, 1967; STACK et BROWN, 1968 et 1969; WAGENAR, 1969; SAVADALAH et autres, 1969; AVTY, FELDMANN et BUSBUCK, 1969; MOENS, 1969) permet souvent l'association de chromosomes qui n'ont entre eux que des relations d'homéologie (BROWN, 1954) et aboutit parfois à l'élaboration de complexes synaptonémaux entre chromosomes d'espèces différentes (MEXZEL et PRICE, 1966). Le complexe synaptonémal, que l'on peut considérer actuellement comme une structure protéique transitoire néoformée à la méiose et présente entre deux chromosomes d'une même paire, permet l'appariement très précis de régions homologues (SMITH, 1963; HENDERSON, 1969). Il constitue une condition nécessaire à la recombinaison mais sa présence n'implique pas que toutes ces conditions

soient effectivement réunies (MOSES, 1968). LUCCHESI et SUSUKI (1963) font remarquer en effet que tout facteur susceptible d'agir sur la durée du synapsis agirait, par voie de conséquence, sur la probabilité de recombinaison. On peut alors concevoir que, chez les chromosomes composites, la répartition des crossing-over puisse dépendre du rapport des longueurs des zones homologues et hétérologues.

Il serait évidemment nécessaire de multiplier les expériences pour avoir une idée du déterminisme de ces interactions. Il faut retenir de celles dont nous avons fait état que le transfert d'un segment de chromosome d'une espèce à l'autre pose des problèmes quant à la rupture ultérieure de ce groupe de liaison, problèmes qui ne peuvent pas toujours être résolus par la pratique des back-cross par l'espèce réceptrice.

11 - Si l'on peut obtenir des substitutions, quelle est la meilleure méthode pour y parvenir ?

Au cours des expériences que nous avons décrites, nous avons examiné divers modes de substitution de fragments du génome de *G. anomalum* dans celui de *G. hirsutum*. Ces lignées ne représentent toutefois qu'une fraction de celles que l'on doit pouvoir obtenir à partir de ces croisements. Il reste à envisager, après l'étude que nous venons de faire, comment resoudre, dans les meilleures conditions, le problème qui consiste à chercher à obtenir le maximum possible de substitutions.

Il ne semble pas possible d'apporter de modifications aux méthodes utilisées pour exploiter le tétraploïde (AD)_h/A_hB_h. En effet, après trois back-cross par *G. hirsutum*, l'abondance de matériel végétal permet difficilement de pratiquer une analyse cytologique systématique. Toutefois, à partir de ce stade, on peut considérer les barrières d'isolement entre espèces comme suffisamment réduites pour qu'il devienne possible d'en tirer parti. La variation phénotypique sera alors attribuable en premier lieu à la substitution de chromosomes entiers de *G. anomalum* à leurs homéologues du génome D; en deuxième lieu, à la recombinaison entre chromosomes du génome A (*hirsutum* et *herbaceum*); et, éventuellement, à quelques recombinaisons accidentelles entre chromosomes des génomes B et A. En raison de l'affinité entre chromosomes des génomes A et B, le rétablissement d'une méiose normale serait probablement plus rapide si on utilisait un tétraploïde (AD)_h/B_hD_h, l'espèce complémentaire à utiliser devant être de préférence *G. raimondii*, espèce du génome D la plus proche du génome correspondant de *G. hirsutum*. Mais nous ignorons combien de back-cross par *G. hirsutum* nécessitent le rétablissement d'une fertilité acceptable.

Si la variation que l'on découvre dans la descendance du tétraploïde présente des difficultés d'interprétation, celle de la descendance de l'hexaploïde, par contre, est exclusivement attribuable à l'intervention de *G. anomalum*. Mais les appariements entre les chromosomes des deux espèces étant rares, la grande majorité de cette variation est due à l'addition de chromosomes. La première phase consiste donc à rechercher les additions monosomiques de façon systématique en utilisant la succession de croisements décrite dans la première partie du chapitre III.

Il serait évidemment souhaitable de pouvoir provoquer artificiellement la substitution de chromosomes entiers. Ce procédé permettrait de connaître de façon systématique l'influence de chaque chromosome de *G. anomalum*, en interaction avec ceux de *G. hirsutum*, vis-à-vis de caractères présentant un intérêt économique. Nous avons déjà cité à ce sujet les travaux qui tirent parti de la série des nullisomiques du blé. Mais seuls quelques monosomiques du cotonnier sont disponibles et, en raison du fait que les gamètes aneuploïdes sont largement défavorisés, le rendement de cette opération ne peut être satisfaisant que si l'on dispose de lignées d'addition disomique, ce qui en limite singulièrement l'emploi.

Nous ne pouvons donc compter actuellement que sur l'éventualité de recombinaisons rares entre chromosomes des deux espèces chez les individus porteurs d'un chromosome additionnel. Il s'agit alors de chercher à placer les gamètes porteurs d'une substitution dans les conditions les plus favorables. Or, nous avons signalé que les gamètes mâles porteurs d'un chromosome de *G. anomalum* en substitution sont plus compétitifs que les gamètes porteurs de ce même chromosome en addition.

Le procédé qui paraît le plus simple, à partir d'une population supposée, d'après leur phénotype, composée d'individus porteurs d'un chromosome additionnel, consiste donc à favoriser, entre ces individus, une panmixie aussi complète que possible. Cette pratique met en compétition des gamètes mâles aneuploïdes et euploïdes dont certains résultent de la substitution du chromosome ou du fragment de chromosome de *G. anomalum*. A la génération suivante, on éliminera tout d'abord les individus de phénotype *hirsutum*, et on replacera en panmixie les individus restants. On peut attendre de cette pratique renouvelée pendant plusieurs générations qu'elle augmente rapidement la fréquence des individus porteurs d'un chromosome substitué dès l'instant où cette substitution sera réalisée. Ce procédé semble particulièrement adapté au transfert de caractères, tels ceux de résistance à divers prédateurs, connus pour être présents chez *G. anomalum*. Il a également l'avantage de permettre la réalisation de toutes les recombinaisons possibles entre *G. hirsutum* et le chromosome additionnel. Il nécessite cependant que la sélection soit pratiquée avant le début de la floraison.

Le transfert d'un caractère particulier de *G. anomalum* ou même la recherche systématique d'addi-

tions simples pourraient être facilités par l'utilisation du pentaploïde $(AD)_4/(AD)_5B_1$ comme mâle, lors du back-cross par *G. hirsutum* destiné à fractionner le génome de *G. anomalum*. Ce procédé a en effet pour avantage d'éliminer les additions multiples et de favoriser les substitutions. On éliminera alors, dans la descendance provenant de ce back-cross, tous les individus dont le phénotype ne diffère pas de celui de *G. hirsutum*.

12 - Comment utiliser ces lignées de substitution ?

En raison même des procédés utilisés pour les isoler, toutes les lignées de substitution que nous avons extraites résultent soit du remplacement d'un chromosome entier, soit d'une recombinaison qui n'apporte qu'un fragment de chromosome. Toutes ces lignées sont plus ou moins défectueuses et, en particulier, une part d'entre elles présente des fibres qui mûrissent mal. On ne peut donc économiquement les utiliser dans cet état. Mais quelques-unes ont des qualités qu'il serait intéressant de conférer à *G. hirsutum*, entre autres la grande précocité de la lignée de substitution du chromosome IV et la résistance à la sécheresse de la lignée de substitution du chromosome III. En outre, elles font toutes actuellement l'objet d'examen destinés à déterminer leur capacité de résistance à divers prédateurs.

On peut alors adopter deux attitudes. La première consiste à tenter de transférer à *G. hirsutum* un caractère particulier à l'une de ces lignées en ne conservant que la fraction utile du segment substitué. En raison du risque d'inefficacité d'une succession de back-cross, il sera alors nécessaire, après avoir croisé cette lignée par *G. hirsutum*, de cultiver une population F2 suffisamment vaste pour avoir des chances d'y découvrir la recombinaison souhaitée. Si tel n'est pas le cas, il conviendra alors de favoriser à cette génération une panmixie aussi complète que possible, au besoin en accroissant artificiellement le taux d'allogamie entre les individus porteurs du caractère dont on souhaite le transfert. Rien ne s'oppose, par la suite, à tenter d'accumuler sur une même lignée des caractères divers.

La seconde attitude tient compte des données fournies par l'exploitation de l'hybridation de *G. hirsutum* par des espèces appartenant aux génomes A et D. La variation qui résulte de telles substitutions est la plus schématique que l'on puisse imaginer. On peut l'accroître en recroisant entre elles les lignées de substitutions. On peut tout d'abord envisager de pratiquer le croisement diallele entre lignées de substitution. A l'action de chaque chromosome de *G. anomalum* s'ajoute leur interaction. Les procédés à utiliser par la suite ne diffèrent cependant pas des précédents. Chacun des deux chromosomes se trouve en effet confronté avec son homo-

logue de *G. hirsutum*, et c'est de la génération F2, essentiellement, qu'il faut attendre les recombinaisons intéressantes. On ne retiendra alors, soit en génération F2, soit au cours des générations ultérieures obtenues par panmixie comme précédemment, que le matériel végétal susceptible de présenter un intérêt économique.

Il est, sans aucun doute, possible de concevoir d'autres schémas d'utilisation. Tous cependant devront tenir compte de la difficulté que risque de présenter le fractionnement d'un segment de chromosome de *G. anomalum* et devront rechercher en outre à combiner au mieux le matériel génétique présent dans les diverses lignées de substitution.

BIBLIOGRAPHIE

- AFZAL E., SIKKA S.E. and AHSAN-UL-RAHMAN (1945). Cytogenetic investigations in some *arborescens-anomalum* crosses. *Indian J. Génét.*, 5, 82-91.
- ALLARD R.W. (1963). — Evidence for genetic restriction of recombination in the lima bean. *Genetics*, 48, 1389-1395.
- AVERY A.G., SATINA S. and RIETSEMA J. (1959). — *Blakeslee, the genus datura*. The Ronald Press Company, New York.
- AVIVI L., FELDMAN M. and BUSHUK W. (1969). — The mechanism of somatic association in common wheat *T. aestiva*. I Suppression of somatic association by colchicine. *Genetics*, 62, 745-752.
- BEASLEY J.O. (1942). — Meiotic chromosome behaviour in species, species hybrids, haploids of *Gossypium*. *Genetics*, 27, 25-54.
- BRONCKERS F. (1961). — Une technique simple pour la gemination du pollen de cotonnier. *Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer*, 7, 601-602.
- BROWN M.S. (1954). — A comparison of pachytene and metaphase pairing in species hybrids of *Gossypium*. *Genetics*, 39, 962-963.
- BROWN M.S. (1958). — The division of univalent chromosomes in *Gossypium*. *Am. J. of Bot.*, 45, 24-32.
- BROWN W.V. and STACK S.M. (1968). — Somatic pairing as a regular preliminary to meiosis. *Bull. Torrey Bot. Club*, 95, 369-378.
- CAUDERON Y. (1966). — Etude cytogénétique de l'évolution du matériel issu du croisement entre *Triticum aestivum* et *Agropyrum intermedium*. I Création de types d'addition stables. *Annales de l'amélioration des plantes*, 16 (1), 43-70.
- ENDRIZZI J.E. and TAYLOR T. (1968). — Cytogenetic studies on N₁ L₂ y₃ R₂ marker genes and chromosome deficiencies in cotton. *Genetics Res. Cam.*, 12, 295-302.
- FELDMAN M. (1966). — The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *T. aestivum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 55, 1447-1453.
- GERSTEL D.U. and MANN T.J. (1965). — Aspects of chromosomes manipulation : a resume - Chromosome manipulation and plant genetics. Supplement to *Heredity*, 20, 113-120.
- GILBERT J.C. and MCGUIRE D.C. (1956). — Inheritance of resistance to seven root knot from *Meloidogyne incognita* in commercial tomatoes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sc.*, 68, 437-442.
- GILES J. (1961). — A third case of compensatory recombination in interspecific hybrids of *Gossypium*. *Genetics*, 46, 1381-1384.
- HUTCHINSON J.B. (1951). — Intra specific differentiation in *Gossypium hirsutum*. *Heredity*, 5, 161-193.
- HUTCHINSON J.B. (1955). — Sources of gene material for cotton. *Empire Cotton Growing Review*, 32, 102-107.
- HUTCHINSON J.B. (1939). — The application of genetics to cotton improvement. *University Press, Cambridge*.
- HUTCHINSON J.B. (1962). — Histoire et ascendance des cotons cultivés. *Endeavour*, 21, 5-16.
- HENDERSON S.A. (1969). — Chromosome pairing, chiasmata and crossing-over. *Hand book of molecular cytology*. J. Wiley and Son, 326-357.
- JOHNSON R. and KIMBER G. (1967). — Homologues pairing of a chromosome from *A. elongatum* with those of *T. aestivum* and *A. speltoïdes*. *Genet. Res. Cam.*, 10, 63-71.
- JONES G.H. (1967). — The Control of chiasma distribution in Rye. *Chromosoma* 22, 69-90.
- KAMMACHER P. (1956). — Les possibilités actuelles de l'hybridation interspécifique à l'amélioration du cotonnier en milieu africain. *Coton et Fibres tropicales*, 11 (2), 101-136.
- KAMMACHER P. (1965). — Etude des relations génétiques et caryologiques entre genomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse de doctorat es-sciences ORSAY, n° d'ordre : 73.
- KAMMACHER P. (1968). — Nouvel examen du groupe de liaison I de *Gossypium hirsutum*. *Coton et Fibres tropicales*, 23 (2), 179-181.
- KAMMACHER P. et POISSON C. (1964). — Sur les possibilités de transférer du matériel génétique du cotonnier sauvage *Gossypium anomalum* Waver Pyer. à l'espèce cultivée *G. hirsutum* L. *Coton et fibres tropicales*, 19 (2), 243-264.

- KAMMACHER P. et POISSON C. (1966). — Sur la conjugaison chromosomique d'un *Gossypium* tétraploïde synthétique. C.R. Acad. Sci. Paris, 262, 1713-1720.
- KNIGHT R.L. (1946). — Breeding cotton resistant to blackarm disease. Emp. J. Exp. Agric., 14, 133-174.
- KNIGHT R.L. (1933). — The genetics of iassid resistance in cotton. V-Transference of hairiness from *Gossypium arboreum* to *Gossypium barbadense* J. Gen. 53 (1), 150-153.
- LUCCHESI J.C. and SUSUKI D. (1963). — The interchromosomal control of recombination. Annual Review of genetics, 33-86.
- MENZEL M.Y. and BROWN M.S. (1934). — The significance of multivalent formation in three species *Gossypium* hybrids. Genetics, 39, 543-557.
- MENZEL M.Y. and PRICE J.M. (1966). — Fine structure of synapsed chromosomes in *F. lycopersicon esculentum* - *solanum lycopersicoides* and its parents Amer. J. Bot., 53, 1079-1086.
- MOAV R. (1958). — Inheritance in *N. tabacum* XXIX, the relationship of residual chromosome homology to interspecific gene transfer. The American Naturalist, 92, 267-275.
- MOENS P.E. (1969). — The fine structure of meiotic chromosome polarization and pairing in *Locusta migratoria* spermatocytes. Chromosoma, 28, 1-25.
- MOSES M.J. (1963). — Synaptonemal complexes. Annual review of genetics, 363-412.
- PHILLIPS L.L. (1961). — The cytogenetics of speciation in Asiatic cotton. Genetics, 46, 77-83.
- PHILLIPS L.L. (1966). — The cytology and phylogenetics of the diploid species of *Gossypium*. Amer. J. of Boton, 53, 328-335.
- POISSON C. (1967). — Sur les possibilités de transférer du matériel génétique du cotonnier sauvage *G. anomalum* (Waw. et Peyr.) à l'espèce cultivée *G. hirsutum* (L.). 3-Mise en évidence d'un facteur intervenant dans la production de chlorophylle sur le chromosome I de *G. anomalum*. Coton et Fibres tropicales, 22 (4), 431-433.
- POISSON C. (1968). — Note préliminaire concernant un monosomique du groupe de liaison I. Coton et Fibres tropicales, 23 (2), 183-185.
- POISSON C. (1969). — Sur la localisation du groupe de liaison R, Yg, Lc, (Groupe de liaison n° 1 de *G. hirsutum*). Coton et fibres tropicales, 24 (2), 245.
- POISSON C. et KAMMACHER P. (1967). — Analyse chromosomique de la descendance du cotonnier tétraploïde synthétique constitué par l'assemblage des génomes A, B et AD de *Gossypium*. C.R. Acad. Sci. Paris, 265, 213-215.
- PORTE W.S. and WELLMAN F.L. (1941). — Development of interspecific tomato hybrids of horticultural value and highly resistant to Fusarium wilt. U.S. Dept. Agric. Circ., 584, 1-19.
- RICHMOND T.R. (1951). — Procedures and methods of cotton breeding with special reference to American cultivated species. Adv. in Gen., 4, 213-245.
- ROCK C.M. (1969). — Controlled introgression of chromosomes of *Solanum pennellii* into *Lycopersicon esculentum* : segregation and recombination. Genetic 62, 753-768.
- RILEY R. and KIMBER G. (1966). The transfer of alien genetic variation to wheat. Rep. Pl. Breed. Inst. Cambridge 1964-65, 6-36.
- RILEY R. and LAW P. (1965). — Genetic variation in chromosome pairing. Advances in genetics, 13, 57-107.
- RHYNE C.L. (1957). — Duplicate linkage groups in cotton. J. Hered., 48, 59-62.
- RHYNE C.L. (1958). — Linkage in *Gossypium* - I - Altered recombination in allotetraploid *G. hirsutum* L. following linkage group transference from related diploid species. Genetics, 43, 822-835.
- RHYNE C.L. (1960). — Linkage studies in *Gossypium* - II - Altered recombination values in a linkage group of allotetraploid *G. hirsutum* L. as a result of transferred diploid species genes. Genetics, 45, 673-681.
- RHYNE C.L. (1965). — Glabrous-stem inheritance in Upland Cotton. Crop Science, 5, 568-571.
- ROUX J.B. (1960). — Origine des principales variétés de Coton Upland des Etats-Unis. Revue bibliographique. Non publiée.
- SAUDERS J.H. (1959). — Studies in Wild species of cotton. Variation within *G. anomalum*. Heredity, 13, 249.
- SAUNDERS J.H. (1961). — The Wild species of *Gossypium* and their evolutionary history. London. Oxford Univ. Press, New York, Toronto.
- SAUNDERS J.M. (1969). — Changes in recombination and genetic disturbance on transferring the H₂Lc₂ linkage group from *G. tomentosum* to *G. barbadense* and *G. hirsutum*. Genet. Res. Camb., 13, 1-15.
- SADASVAIAH R.S., WATKINS R. and RAJATHY T. (1969). Somatic association of chromosomes in diploid and hexaploid *Avena*. Chromosoma, 28, 463-481.
- SEARS E.R. (1956). — The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symposia in Biology, 9, 1-22.
- SEARS E.R. (1969). — Wheat cytogenetics. Annual review of genetics, 3, 451-468.
- SILOW R. (1941). — The comparative genetics of *G. anomalum* and the cultivated asiatic cottons. J. Gen., 42, 259-338.
- SIMCHEN G. and CONNOLLY V. (1965). — Changes in recombination frequency following inbreeding in *Schizophyllum*. Genetics, 58, 319-326.
- SIMCHEN G. and STAMBERG J. (1969). — Fine and coarse controls of genetic recombination. Nature, 222, 329-332.
- SMITH P.A. and KING R.C. (1963). — Genetic control of synaptonemal complexes in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 60, 335-351.
- SOUTHERN COOPERATIVE (1968). — Genetics and cytology of cotton, 1956-1967. Southern Cooperative Series, bulletin 139.

- STACK S.M. and BROWN W.V. (1969). — Somatic and premeiotic pairing of homologous in *Plantago ovata*. Bull. Torrey Bot. Club, 96, 143-149.
- STEBBINS G.L. (1930). — Variation and evolution in plants. Oxford University Press.
- STEBBINS G.L. (1966). — Processes of organic evolution. New York and London. (Prentice Hall.)
- STEPHENS S.G. (1942). — Colchicine, produced polyploids in *Gossypium*. J. Genet, 44, 272-295.
- STEPHENS S.G. (1961). — Recombination between supposedly homologous chromosomes of *G. barbadense* L. and *G. hirsutum* L. Genetics, 46, 1483-1500.
- UNRAU J., PERSON C. and KUSPIRA J. (1956). — Chromosome substitution in hexaploid wheat. Canad. J. Bot. 34, 629-640.
- VIEIRA da SILVA J.B. (1969). — Comparaison entre cinq espèces de *Gossypium* quant à l'activité de la phosphatase acide après un traitement osmotique. Etude de la vitesse de solubilisation et de formation de l'enzyme. Z. Pflanzenphysiol, 60, 385-387.
- VIEIRA da SILVA J.B. et POISSON C. (1969). — Solubilisation d'enzymes hydrolytiques chez *G. hirsutum*, *G. anomalum* et des dérivés de l'hybridation entre ces deux espèces. Canadian J. of Genet. and Cytol, 11, 582-586.
- WAGENAAR E.B. (1969). — End to end chromosome attachments in mitotic interphase and their possible significance to meiotic pairing. Chromosoma, 26, 410-426.

RÉSUMÉ

Actuellement, le choix des cotons à cultiver en Afrique se heurte à plusieurs difficultés. Les fibres naturelles ne résistent aux fibres artificielles que si elles présentent de nouvelles caractéristiques. Par ailleurs, les variétés actuelles de l'espèce choisie en Afrique, *G. hirsutum*, ne s'adaptent pas de façon totalement satisfaisante aux conditions écologiques locales. Il est donc nécessaire d'augmenter la variabilité de cette espèce. On peut y aboutir par le biais de croisements interspécifiques qui devraient conduire à une introgression utilisable.

Les travaux réalisés à ce sujet par KAMMACHER ont consisté à utiliser surtout des espèces diploïdes de génomes A et D, c'est-à-dire les mêmes génomes que ceux de l'amphidiploïde *G. hirsutum*. Les résultats rapportés ici font appel à l'espèce sauvage *G. anomalum* de génomes B différents. Il s'agit d'une espèce diploïde spontanée en Afrique, bien adaptée au climat. Si l'introgression se révèle possible entre *G. hirsutum* et *G. anomalum*, on peut en espérer des recombinaisons intéressantes, au moins en ce qui concerne l'adaptation au climat. On pouvait évidemment craindre que les espèces sauvages, dénuées de fibres, soient incapables d'augmenter les qualités de celles-ci. Mais, à la suite des travaux de KAMMACHER, il est clair qu'il n'en est pas ainsi, de telle sorte que c'est sans tenir compte de cette difficulté que nous avons poursuivi nos recherches.

On savait déjà que *G. anomalum* se croise avec des espèces de génome A et de génome D, et le croisement envisagé ici, *G. hirsutum* \times *G. anomalum*, a déjà été réalisé. Le croisement B \times A montre un grand nombre d'appariements chromosomiques. Ceux-ci sont beaucoup moins fréquents dans le croisement B \times D. On retrouve ces appariements dans le croisement *G. hirsutum* \times *G. anomalum*. Une certaine homologie paraissait donc subsister entre les chromosomes de génome B et les chromosomes de génome A, voire même de génome D, ce qui permettait d'espérer qu'une introgression était possible. Celle-ci pouvait être envisagée soit sous forme d'adjonction de chromosomes d'*anomalum* à *hirsutum* soit sous forme de substitution de chromosomes en tiers ou non, soit sous forme d'adjonction conduisant ultérieurement à des substitutions.

1. - Pour aboutir à ces résultats, deux séries de croisements ont été réalisées.

a. - On a doublé le nombre de chromosomes de l'hybride *G. hirsutum* \times *G. anomalum* (AD) B stérile et l'amphitriploïde obtenu a été recroisé à deux reprises par *G. hirsutum*. Si l'on fait abstraction de tous les phénomènes de stérilité qui ont dû être surmontés, on a obtenu ainsi une population dont tous les individus étaient AD/AD et dont le polymorphisme résultait du nombre et de la nature des chromosomes B supplémentaires. Une étude approfondie, génétique et cytologique, a montré qu'on pouvait déceler les individus porteurs d'un seul chromosome supplémentaire. Leur phénotype dépendait de la nature de ce chromosome. Cela nous permit d'isoler divers types d'addition monosomique qu'il est possible de conserver au cours des générations successives. Rien ne démontre que des substitutions n'accompagnaient pas ces additions mais on pouvait penser qu'elles se traduiraient dans les phénotypes au cours des générations.

b. - On a utilisé l'espèce intermédiaire *G. herbaceum* (type A du génome A). L'hybride A₂B tétraploïdisé a subi trois back-cross successifs par *G. hirsutum*. Il en est résulté des individus variés dont le nombre chromosomique est souvent égal à 52 et toujours proche de ce chiffre. Parmi les individus tétraploïdes, ceux qui ont un chromosome B substitué à un chromosome D et qu'on repère facilement, montrent une fertilité quasi normale. Cette substitution se conserve au cours des générations et, selon toute probabilité, on peut l'obtenir à l'état diploïde. L'histoire détaillée de cette série de croisements ne se comprend que s'il existe une certaine homéologie entre chromosomes de génome D et chromosomes de génome B.

2. - A partir du croisement *hirsutum* \times *anomalum*, les adjonctions monosomiques obtenues (pour 7 chromosomes différents) permettent d'obtenir des adjonctions disomiques. Toutes, quel que soit le chromosome, conduisent à des plantes très aberrantes, toujours peu fertiles et souvent stériles.

L'importance des différences phénotypiques entre monosomique et disomique correspondant est toujours considérable. Le sens profond de cette différence reste à expliquer.

3. - Au cours des générations, les individus porteurs d'une addition (monosomique ou disomique) peuvent montrer des méioses aberrantes : absence d'appariement d'une paire de chromosomes *hirsutum*, existence de trivalents ouverts entre une paire de chromosomes *hirsutum* et le chromosome *anomalum*. Dans leurs descendance, il peut apparaître des individus à 52 ou 53 chromosomes montrant une dissociation des caractères phénotypiques associés à l'état d'addition. Lorsqu'on les autoféconde, les premiers montrent fréquemment un bivalent ouvert, les seconds des trivalents plus fréquents que chez les plantes originelles. Le tout s'explique bien si une recombinaison s'est produite entre un chromosome *hirsutum* et le chromosome *anomalum* supplémentaire. Les résultats fournis par les générations successives sont en accord avec cette idée. Tout se passe comme si les gamètes porteurs de « substitution » n'étaient pas défavorisés, contrairement aux gamètes porteurs d'addition.

4. - L'interprétation qui vient d'être donnée a pu être vérifiée et précisée en utilisant des chromosomes marqués, en particulier une souche de *G. hirsutum* dont l'un des bras du chromosome A7 portait les gènes R_2 , yg_2 et Lc_2 . Dans ce cas, les recombinaisons observées concernent le chromosome I de *G. anomalum* qui se révèle porter les allèles R_1 , Yg_1 , Lc_1 des gènes précédents. Selon les types de recombinaison obtenus, il est possible d'en déduire, chez les individus à 52 chromosomes, l'importance de la substitution dans le segment envisagé. Par ailleurs, on peut calculer les fréquences de recombinaison dans les diverses situations possibles, c'est-à-dire de paires de chromosomes partiellement homologues et partiellement hétérologues. On peut alors comparer ces fréquences avec celles qui concernent les mêmes loci chez *G. hirsutum*. Dans le cas où le segment envisagé est totalement hétérologue, la fréquence globale des recombinants est plus faible que dans le cas d'une structure homogène *hirsutum*. Lorsque l'hétérologie n'est que partielle, la fréquence globale ne paraît subir aucune diminution mais la répartition des événements est très différente. Les crossing-over sont extrêmement rares sur la partie hétérologue du segment, alors qu'ils sont anormalement fréquents sur la partie homologue.

L'homologie maintenant évidente entre le chromosome A7 de *G. hirsutum* et le chromosome I de *G. anomalum* n'est sûrement pas la seule qu'il est possible de mettre en évidence ; mais, même dans le cas des chromosomes A6 de *G. hirsutum* et V de *G. anomalum*, les mieux connus, les faits sont encore fragmentaires.

5. - Le résumé qui vient d'être fait concerne la partie fondamentale de l'étude entreprise. On peut grouper maintenant les faits en songeant au problème pratique posé à l'origine. Si des adjonctions de chromosomes entiers d'*anomalum* (à l'état simple ou double) au génome d'*hirsutum* sont possibles, elles sont sans intérêt pratique en elles-mêmes. Elles n'offrent qu'un moyen pour obtenir des substitutions. Celles-ci peuvent conduire, au contraire, à des plantes fertiles dont certaines ont montré des caractères intéressants (système de résistance à la sécheresse lié au chromosome III d'*anomalum*, précocité liée à la présence du chromosome IV). Ces substitutions peuvent concerner des chromosomes variés et impliquer des fragments de chromosomes de longueurs très différentes ; sans marquages supplémentaires, on ne peut assurer dans aucun cas qu'il s'agit de chromosomes entiers.

6. - L'étude réalisée nous apporte d'autres informations pratiques. Si toutes sortes de substitutions sont possibles, et si certaines sont d'un grand intérêt, quelles techniques doit-on utiliser pour les obtenir ?

L'utilisation de l'espèce intermédiaire *G. herbaceum* peut y conduire directement en ce qui concerne les génomes B et D, et on peut penser que l'utilisation d'une espèce intermédiaire de génome D conduirait aux mêmes résultats pour les génomes B et A. Pour ces génomes, on aboutit au même résultat par l'intermédiaire d'une addition. Dans ce cas, l'existence d'une sélection préférentielle des grains de pollen à 26 chromosomes, qu'ils portent ou non une substitution, est un fait important. On devra donc utiliser les individus porteurs d'addition comme mâles, que l'on réalise une autofécondation ou un back cross par *G. hirsutum*. On obtiendra de cette manière la fréquence maximum de substitution. Il y aura intérêt à déceler celles qui sont importantes, afin de les utiliser pour en obtenir de plus courtes. Etant donné la très faible fréquence des crossing-over dans les zones hétérologues, cette dernière opération ne sera profitable que si l'on obtient d'emblée des populations très nombreuses.